

Dr. H. G. BRONN'S
Klassen und Ordnungen
des
TIER-REICHS,
wissenschaftlich dargestellt

in Wort und Bild.

Fünfter Band. II. Abteilung.

Gliederfüssler: Arthropoda.

Fortgesetzt von

Dr. C. Verhoeff
in Berlin.

Mit auf Stein gezeichneten Abbildungen.

69., 70. u. 71. Lieferung.

Leipzig.
C. F. Winter'sche Verlagshandlung.
1904.



IV. Entwickelung.

A. Entwickelung im Ei (Embryologie*).

Zur Zeit ist noch nicht einmal von allen Hauptgruppen der Chilopoden ein Vertreter embryologisch studirt worden, ja wir sind überhaupt nur über die Eientwickelung der Epimorpha genauer unterrichtet. Sograff behandelte *Pachymerium ferrugineum* und *Geophilus proximus*, Metschnikoff einen seiner näheren Bestimmung nach fraglichen Geophiliden und Heymons die *Scolopendra*-Arten *dalmatica* und *cingulata*. Die Arbeiten dieser drei Forscher sind nach Inhalt und Umfang recht verschiedenartig. Da wir Heymons die bei weitem ausführlichste und schönste Untersuchung verdanken und *Scolopendra* ausserdem den Geophiliden gegenüber einen im Ganzen genommen ursprünglicheren Typus darstellt, so werden sich die folgenden Darlegungen in erster Linie auf Heymons' Forschungsergebnisse aufbauen. Ausserdem werden verschiedene vergleichend-morphologische Puncte eingeflochten, deren Erörterung anderweitig nicht mehr möglich war.

a. Die Eier.

Die Chilopodeneier, von fast runder bis schwach länglicher Gestalt, werden von einer structurlosen, aber ziemlich festen Schale, dem Chorion, umgeben und, so lange das Mutterthierchen sich um dieselben kümmert, mehr oder weniger an ihrer Oberfläche feucht erhalten durch ein Secret jener im vorigen Abschnitt geschilderten Anhangdrüsen der weiblichen Geschlechtswege.

Die Weibchen der mit 15 Laufbeinpaaren versehenen Chilopoden, welche kräftige Genitalanhänge besitzen, legen die Eier einzeln ab und halten sie oft lange Zeit zwischen diesen Genitalklauen. Die Epimorpha-Weibchen dagegen legen eine grössere Anzahl Eier ab, um welche sie sich bis zum Ausschlüpfen der Jungen bekümmern, oder auch noch etwas länger. Latzel und Verhoeff fanden Geophiliden-Weibchen spiralig aufgerollt oder in einem Knäuel um oder über ihren Eiern oder Jungen sitzend, V. z. B. *Geophilus flavidus* und *Mecistocephalus carniolensis*. Manche Scolopendriden sollten nach älteren Angaben lebende Junge gebären. Es muss das aber zur Zeit als zweifelhaft erklärt werden. Silvestri und Heymons haben jedenfalls für die südeuropäischen *Scolo-*

*) Man vergl. auch in Korschelt und Heider's Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Thiere, Jena 1891, 2. H. spec. Theil, S. 724—760.

pendra-Arten das Eierlegen genau festgestellt. Heymons beobachtete bei *Scolopendra* die Eiablage Anfang Juni, und Ende Juli das Verlassen des Mutterthieres. Dieses beschützt die klebrigen Eier unter dem Bauche mit seinen Beinen und verhindert, dass dieselben den Boden, an welchem sie Schmutz und schädliche Bacterien annehmen könnten, berühren. Offenbar sind die Eier ohne mütterliche Pflege gar nicht entwickelungsfähig, wie entsprechende Versuche lehren. Bei *Scolopendra* giebt Heymons die Eizahl auf 15—33 an. Das Mutterthier kann, da es durch die Eier belastet ist und einen Schlupfwinkel mehrere Centimeter unter der Erdoberfläche innehaben muss, wochenlang meist keine Nahrung zu sich nehmen.

Die Grösse der Eier ist eine verhältlich bedeutende, schwankt aber bei *Scolopendra dalmatica* und *cingulata* z. B., wo sie durchschnittlich 3 mm in der Länge beträgt, um $^3/_4$ mm (Heymons).

b. Die Furchung.

Die Furchung der Epimorphen-Eier ist eine scheinbar totale. Durch Theilung des im Eiinnern befindlichen Furchungskernes entstehen zwei, und durch weitere Theilung zahlreiche Kerne. Auch das in Form von Tropfen auftretende Fett ist im Innern der Eier viel reichlicher abgelagert, als weiter aussen. Es erfüllt unregelmässig die grossen Dotterballen der Eier. Zwischen Fettkügelchen und Dotterballen aber erstreckt sich ein feines protoplasmatisches Netzwerk, welches an Masse bedeutend hinter jenen zurücksteht und ebenfalls innen reichlicher vertreten ist. Ein Blastem, d. h. eine besondere an der Oberfläche gelegene Plasmaschicht, fehlt vollständig. Natürlich umschliesst das Protoplasma die im Eiinnern befindlichen Kerne, so dass diese Zellen einen amöbenartigen Charakter haben, in ihrer Gesammtheit aber syncytiale Natur. Etwas später entwickeln sich im Ei eigenthümliche Dotterpyramiden (Taf. X, Abb. 1—3, *dp*), indem oberflächlich polygonale Zellgrenzen erscheinen, während Querschnitte radienartig ins Innere ziehende Linien erkennen lassen, welche innen unvollständig, d. h. abgekürzt, sind, daher unvollständige Pyramiden einschliessen. Das Eicentrum bleibt also zunächst ungefurcht, und hier findet man auch noch die Mehrzahl der Furchungszellen. Dass aber zu jeder Dotterpyramide ein Furchungskern gehöre, ist nicht nachweisbar, doch wandern eine Anzahl Kerne (Zellen) weiter nach aussen zu, was stets an der Grenze zwischen zwei Pyramiden geschieht (Zwischenzellen, Intercalarzellen). Heymons betrachtet daher die mehr im Centrum verbleibenden Furchungskerne als die Kerne der Dotterpyramiden (intravitelline Sonderung der Furchungszellen).

Bei der Weiterentwickelung des Eies sind die Zwischenzellen viel mehr betheiligt als die andern, daher sie sich bald stark vermehren. In reihenartiger Anordnung wandern sie allmählich gegen die peripherische Oberfläche, wo sie schliesslich das Blastoderm bilden, während im Innern des Eies anscheinend nur die Furchungskerne zurückbleiben. An

einer Stelle aber, welche als Keimstelle bezeichnet wird, treten besonders zahlreiche Zwischenzellen auf und vermehren sich hier auch weiterhin besonders stark. Die Keimstelle hebt sich auch am lebenden Ei durch ihre Farbe von dem gelblichen Dotter ab; zugleich bezeichnet sie den vegetativen oder hinteren Pol des Eies und ist mehrschichtig, im Gegensatz zu dem einschichtigen Blastoderm. An der Keimstelle bildet sich bald ein stumpfer Zapfen, der Keimhügel (Cumulus primitivus), eine Stelle, an welcher bei zahlreichen Zelltheilungen eine lebhafte Zellwanderung ins Innere des Eies stattfindet. Die zunächst benachbarten Dotterballen werden in eine Masse feiner Kügelchen umgewandelt, offenbar unter Mitwirkung von einigen Dotterzellen, welche, vom Keimhügel sich loslösend, in sie eindringen. Diese Dotterzellen bilden den Anfang des (polaren und circumpolaren) Einwanderungsvorganges, welcher, von der Keimstelle beginnend, sich allmählich über das ganze Ei erstreckt. Er hat bedeutenden Antheil an der sogenannten Keimblätterbildung. Ausser den Dotterzellen wandern Entodermzellen ins Innere, aber auch Mesoderm- und Mesenchymzellen, so dass die an der Oberfläche verbleibende Schicht ein Ektoderm vorstellt. Die Keimstelle verliert allmählich ihre deutliche Umgrenzung und in einer ganz bestimmten Richtung vollzieht sich ein Wucherungsvorgang, den Heymons als somatoblastische Sonderung bezeichnet. Er wird äusserlich erkennbar durch eine Streckung der Keimstelle und eine halbmondförmige Verdickung, die nach vorn allmählich schwächer wird.

So wächst allmählich von hinten nach vorn die Embryonalanlage aus (Abb. 2). An dieser tritt das Mesoderm in Gestalt zweier paralleler Streifen auf, die, von einem gemeinsamen Puncte hinten ausgehend, sich vorn etwas verbreitern. Auf Querschnitten erscheint das Ektoderm in der Mitte dünn und einschichtig, jederseits aber in lebhafter Vermehrung begriffen, indem hier eben das Mesoderm abgespalten wird. Gastrulation, oder auch nur Rinnenbildung, findet nirgends statt. Die zwischen den Mesodermstreifen befindlichen Zellen scheinen später zu Mesenchymzellen (Blutzellen) zu werden. Als Entoderm betrachtet Heymons die Dotterpyramiden (Makromeren), welche im Eiinnern verbleiben und die Nährstoffe enthalten. Er sagt: „Die intravitelline und circumpolare Sonderung zusammen führen also bei *Scolopendra* zu einer endgültigen Trennung der entodermalen Bestandtheile von den ektodermalen, sie bedingen die Differenzirung der beiden primären Keimblätter voneinander, und beide Vorgänge hat man gemeinsam als Gastrulation aufzufassen.“

Die Unterschiede der Keimblätterbildung bei den Epimorphen und den Anneliden ergeben sich aus dem gewaltigen Dotterreichthum der Eier der Ersteren. Dem Blastoporus niederer Thiere ist der Cumulus primitivus von *Scolopendra* zu vergleichen, da von seinem Umkreise aus noch Entodermzellen entstehen und nach vorn der Keimstreifen auswächst.

c. Keimstreif und Segmentirung.

Nachdem das Ei sich soweit entwickelt hat, dass von einem Keimstreifen gesprochen werden kann, sind die ventrale Embryonalanlage und der die übrige Eioberfläche einnehmende mehr dorsale Embryonalbezirk zu unterscheiden, letzterer nur von einer schwachen Ektodermschicht gebildet.

Die ungefähr zungenförmige, vorn breitere Embryonalanlage oder Keimzone zeigt in der Mitte einen Ventralstreifen, welcher von Mesenchymzellen gebildet wird. Die ersten Zeichen einer Segmentirung sind drei Segmente in einigem Abstande vom Hinterende (Taf. X, Abb. 4, *segm*), etwas hinter der Körpermitte. Vorn deutet eine flache Grube die Mundöffnung an, während der After erst viel später erscheint.*) Bald folgen drei weitere Segmente, zwei vor und eines hinter den drei zuerst erschienenen. Der Embryonalkörper ist inzwischen bedeutend in die Länge gewachsen und heisst nun Keimstreifen. Hinten treten noch vier Segmentanlagen auf und vorn eine wegen ihrer unbestimmten Abgrenzung unsichere Anzahl. Welchen ausgebildeten Segmenten die drei zuerst angedeuteten entsprechen, ist ungewiss. Der After bildet sich nach ziemlich beendeter Rumpfsegmentirung hinter dem breiten Ende des Keimstreifens, anfangs als Grube, später als Schlitz erscheinend (Abb. 6, *a*). Aehnlich verändert sich die Mundöffnung, vor welcher ein unpaarer Kopfschild angelegt wird, und dahinter als zwei Wülste die Antennen. Wenig später treten die Anlagen der weiteren Segmente auf, wobei sich die Segmente der hinteren Mundfüsse Kieferfüsse und folgenden Beine schneller ausbilden, als die der Mandibeln und vordern Mundfüsse, das Kieferfusssegment aber schon eine besonders kräftige Entwickelung zeigt. Zwischen Mandibeln und Antennen ist ein ziemlich grosser Abstand, welchen Heymons für ein Vorkiefersegment in Anspruch nimmt. Auf das Kieferfusssegment folgen bei *Scolopendra* 21 Rumpfsegmente, welche ursprünglich keinen namhaften Unterschied von den vorhergehenden Segmenten des Kopfes erkennen lassen. Hinter dem 21. Rumpfsegment folgt die Anlage des Telson als ein verhältlich grosser und den andern Segmenten nicht gleichwertiger Endbezirk. Zwischen Telson und dem 21. Rumpfsegment aber tritt ein schmales Zwischenstück auf (Abb. 6 und 7, *xsm*). In der Bauchmediane rücken die Segmenthälften allmählich zusammen und verdrängen den Ventralstreifen, später aber weichen sie, nach beendeter Segmentirung, wieder auseinander und lassen von neuem einen Ventralstreifen sichtbar werden. Die Anlagen der Segmentanhänge (Beine) erscheinen am hinteren Segmentrande als Paare kleiner Wülste, die sich bald auch weiter nach vorn erstrecken. An jeder Segmenthälfte lassen sich dann drei Theile unterscheiden:

1. ein mittlerer Höcker, 2. ein flacher äusserer und 3. ein flacher innerer Abschnitt.

*) Einmal fand Heymons aber auch das Umgekehrte!

Die Reihenfolge der Entwickelung der die Füsse liefernden Höcker entspricht offenbar hauptsächlich physiologischen Rücksichten, d. h. die kräftigsten Anhänge, die Kieferfüsse, entstehen zuerst, auch das 21. Beinpaar hat besonders starke Anlagen. Unten am Clypeus bildet sich eine Hautfalte, welche die Mundöffnung von vorn überdeckt und zur Oberlippe wird.

Vor den Antennenanlagen giebt es zwei kleinere Wülste (Abb. 6 und 7, *pran*), welche Heymons „Präantennen" nennt und als Anhänge eines postoralen Segmentes betrachtet. Als präoral bezeichnet er nur den Kopfschild, der als Akron oder Oralsegment den Körper in ähnlicher Weise beginnt, wie ihn das Telson schliesst. In diesen beiden Segmenten giebt es keine Gliedmassenanlagen.

Die Anlagen von Bauchganglien zeigen sich an der medianen Seite der von Heymons als „Sternitanlage" bezeichneten Theile in jeder Segmenthälfte als halbmondförmige Verdickungen, deren Hohlseite sich aussen befindet. Es kommen nämlich zwei durch den Keimstreifen sich hinziehende Längsstränge (Ganglienleisten) zu stande, die, noch im Ektoderm gelegen, nach dem Körperinnern segmentale Wülste vorspringen lassen. Als vordere Fortsetzung der Ganglienleisten treten zwei Ganglienrinnen auf, deren seitlich umgebogene Vorderenden zum präoralen Akron gehören.

d. Keimstreifeinkrümmung.

Die nach diesen Entwickelungsvorgängen beginnende Einkrümmung des Keimstreifens veranschaulicht Abb. 8 der Taf. X. Dieselbe vollzieht sich unter seitlichem Auseinanderweichen der in der Mediane nur am Vorder- und Hinterende zusammenhängenden Hälften des Keimstreifens, bei gleichzeitiger Verbreiterung der dazwischen befindlichen, nur von dünnem Ektoderm gebildeten Membrana ventralis, welche schliesslich in der Mitte der Quere nach eingeknickt wird, indem sich Vorder- und Hinterende des Körpers immer mehr nähern. Die Einknickung (in der Gegend des 9. und 10. Rumpfsegmentes) zertheilt auch den Dotter grösstentheils in zwei Hälften. Das Ei aber nimmt eine platte Gestalt an, deren Seiten den Embryoseiten entsprechen. Mit der Einkrümmung ist das erste Hauptstadium der Entwickelung beendet; der Embryo aber besteht erst lediglich aus zwei Streifen mit zahlreichen Wülsten.

e. Weitere Entwickelung.

Es beginnt jetzt die Verbreiterung dieser Streifen, wobei in der Membrana ventralis die Bauchplatten und in der Membrana dorsalis die Rückenplatten zur Ausbildung kommen. Der Dotter wird dadurch ganz in den Körper hineingeschoben, die Gestalt prägt sich aus und man kann jetzt von einem Embryo sprechen, wobei gleichzeitig eine deutliche Cuticula bemerkbar wird, die aber zunächst dünn, farblos oder höchstens schwach gelblich erscheint. Nur an den hinteren Maxillen ist sie mit

der Bildung eines als Eizahn functionirenden spitzen Stachels stärker ausgeprägt. Die Eischale wird durch einen Aequatorriss geöffnet, der zwei gleiche Hälften entstehen lässt. Nach anscheinend mehreren Tagen wird aber auch die Embryo-Cuticula abgeworfen, worauf der Körper hufeisenförmig erscheint (Fetusstadium). Mit dem fortschreitenden Längenwachsthum plattet sich der Körper mehr und mehr ab und die Dottermasse verringert sich. Bald wird eine zweite glatte Cuticula abgeworfen und es erscheint eine dritte, welche zuerst die bekannte zellige Chitinstructur, das polygonale Mosaik, erkennen lässt als Abdruck der Hypodermiszellen. Dies ist der Beginn des Zustandes, welchen Latzel als Adolescensstadium bezeichnete. Diese Jungen beginnen mit den ersten Muskelbewegungen, indem sie sich langsam an der Bauchfläche des Mutterthieres hin- und herbewegen. Sind sie mal auf den Rücken desselben gelangt, so dauert es nicht lange bis zur Zerstreuung der Thierchen und dem Verlassen der Mutter. Nach 15—20 Tagen tritt eine abermalige Häutung ein, wobei die jungen *Scolopendra dalmatica* nach Heymons 2 bis $2^1/_2$ cm lang werden. Nur die Adolescentes vermögen selbstständig sich weiter zu entwickeln, nicht die Feti, da dieselben, ähnlich den Eiern, mit einer dünnen Schleimschicht bedeckt sind, wodurch sie an anderen Körpern (Körnchen u. s. w.) anhaften und vielleicht ersticken. Heymons unterscheidet folgende vier Entwickelungsperioden von *Scolopendra:*

1) bis zur Entstehung der Keimblätter,
2) bis zur Keimstreifeinkrümmung,
3) bis zum Abwerfen der fetalen Cuticula,
4) bis zur Geschlechtsreife.

f. Sklerite und Gliedmassen.

Die schon erwähnten Bauch- und Rückenplatten lassen in der zweiten Periode der Entwickelung eine Dreitheiligkeit erkennen, daher rührend, dass seitliche „Sternit“- und „Tergit“-Anlagen sich deutlich von einem Mittelfeld absetzen, welches dünner ist und die Membrana ventralis und dorsalis vorstellt. Anfangs hängen diese seitlichen Anlagen mit dem Beinhöcker innig zusammen. Später rücken die Tergitanlagen dorsal hinauf und sind durch Pleurenhaut abgesetzt, während die Sternitanlagen die Membrana ventralis verdrängen. Die Unterschiede dieser Bezirke, welche in der histiologischen Beschaffenheit, d. h. in der Verschiedenheit der flachen oder tiefen Zellen zum Ausdruck kommen, verschwinden später, daher Heymons die Unterscheidung der einzelnen Abschnitte selbst als „wesentlich erschwert“ bezeichnet. Es soll sich dabei um einen „vorübergehenden Zustand“ handeln, indem am Ende der Embryonalzeit die Grenzen „wieder scharf hervortreten“ (Heymons). „Longitudinal verlaufende Nahtfurchen treten dann sowohl an den Tergiten, wie Sterniten auf, die ein medianes Mittelfeld von zwei Lateralfeldern abtrennen.“

Heymons meint, dass diese Dreitheilung der Sklerite „vielleicht in Beziehung zu der Anordnung der Muskelinsertionen" stände. Verhoeff fand aber, dass dies dorsal gar nicht und ventral nur theilweise der Fall ist; auch verdient nur das dorsale Paar die Bezeichnung Nahtfurchen, während die ventralen Linien-Zwischenhäute zwischen dem achten Sternit und den Hüfttheilen vorstellen. Das dorsale Paar, die Episcutallinien, sind offenbar nur zur Erleichterung der Biegsamkeit der Tergite entstanden. Heymons erwähnt ferner, dass „an den Tergiten eine Transversalnaht zur Ausbildung gelangt", welche „einen kleinen vorderen Abschnitt abtrennt". Er nimmt diese Naht „als morphologische Grenzen zweier aufeinander folgender Segmente an", auf Grund „der segmental angeordneten Längsmuskeln".

Verhoeff konnte aber kürzlich nachweisen*), dass diese Transversalnähte richtiger als Zwischenhäute zu bezeichnen sind und die dorsalen Grenzen von bisher verkannten Doppelsegmenten vorstellen, indem an den meisten Rumpfsegmenten bei den *Epimorpha* vor dem beintragenden Hauptsegment sich ein kleineres, beinloses Intercalarsegment befindet. Es giebt nämlich nicht nur an den sogenannten Transversalnähten eine segmentale Trennung von Longitudinalmuskeln, sondern auch an den grossen Zwischenhäuten. Das Intercalarsegment wird aber durch diese beiden Trennungslinien begrenzt. Weit deutlicher als bei *Scolopendra* treten diese Verhältnisse bei andern Scolopendriden-Gattungen zu Tage, wie namentlich bei *Plutonium* und *Cryptops*, besonders aber bei den Geophiliden.**) Verhoeff betont, dass die dorsalen longitudinalen Episcutallinien überhaupt nicht gleichwerthig sind den ventralen Furchen, mit welchen sie Heymons vergleichen wollte***); er ist also auch der Meinung, dass die geschilderte Dreitheilung der Bauch- und Rückenplattenanlagen ganz unabhängig geschieht von der Dreitheilung der Tergite und der Theilung der Bauchsklerite und Hüftstücke. Letztere geschieht aus physiologischen Gründen, indem die Abgrenzung besonderer Hautskelett-theile in Beziehung steht zu Beinen und Muskeln, erstere ist ein rein embryologischer Wachsthumsvorgang.

Die Dreitheilung der Bauchsklerite (nicht Sternite!), welche auf Taf. II. z. B. in Abb. 2 durch die Linie *F* in Abb. 3 u. 5 durch *L* in Abb. 8 durch die Linie zwischen *V* und *co* angezeigt ist, gilt nicht nur für die von Heymons besprochene Gattung *Scolopendra*, sondern für die *Epi-*

*) Archiv für Naturgeschichte, 1903: Ueber die Intercalarsegmente der Chilopoden.

**) Diese Dinge hätten eingehender in den vorher erschienenen Lieferungen behandelt werden müssen, was aber unmöglich war, da die betreffenden Untersuchungen damals noch nicht abgeschlossen waren.

***) Eher wäre ein Vergleich erlaubt, wenn H. mit den ventralen Linien jene, bei *Scolopendra* ganz deutlichen, an und für sich aber unbedeutenden, innerhalb der *Epimorpha* höchst variabelen und häufig auch ganz fehlenden beiden Furchen gemeint hat, welche auf S. 23 oben erwähnt wurden und in Taf. I aus Abb. 8 u. 9 ersichtlich sind. Die Grenzen zwischen Hypocoxa und Sternit sind nicht zu verwechseln mit den schwankenden, lateralen Sternitfurchen.

morpha überhaupt (allerdings bei den verschiedenen Scolopendriden-Gattungen nicht ganz gleichmässig), während sie bei den *Anamorpha*, deren Bauchplatten sehr einheitlicher Natur sind (Taf. I, Abb. 1, *lv* I—III), überhaupt fehlt, oder wenigstens nicht in einer den Verhältnissen bei den Epimorpha entsprechenden Weise zu verzeichnen ist. Diesen Verschiedenheiten parallel gehen Verschiedenheiten in der Ausbildung der Hüften (vergl. Taf. II, Abb. 2, 6, 7, 8). Den einheitlicheren Anamorphen-Hüften entsprechen auch schärfer umgrenzte Sternite.

Bei den *Epimorpha* treten die Hüften nicht so plastisch hervor. Verhoeff*) unterscheidet bei diesen die Hüfte im engeren Sinne, Eucoxa (Taf. II, Abb. 8, *co2*), von der zweitheiligen Hypocoxa (*co* und *co1*), den schon auf S. 24 besprochenen, dreieckigen Kissen, welche die Eucoxa umfassen und breit an das Sternit stossen. Der vordere Hypocoxatheil ist als Procoxa (*co*) von dem hintern (*co1*) der Metacoxa, zu unterscheiden.

Während die Hypocoxaltheile der Geophiliden nur wenig beweglich sind, gilt das bei den Scolopendriden meist nur für die Procoxa. Die Metacoxa dagegen nimmt häufig, z. B. bei *Scolopendra*, an den Bewegungen der Eucoxa lebhaften Antheil, namentlich von vorn nach hinten, zeigt also mehr Hüftnatur als die Procoxa, die den Charakter eines vorderen Widerlagerkissens besitzt.

Bei den *Anamorpha* sind Eucoxa und Metacoxa einheitlich verschmolzen, während eine Procoxa in ähnlicher Weise wie bei *Scolopendra* vorgelagert ist. Dieses nach den Gruppen verschiedene Verhalten der hypocoxalen Theile**) zeigt ihre Natur als vermittelnde Gebilde zwischen Sternit und Eucoxa ebenso, wie die Unmöglichkeit, dieselben als Sternitseitentheile zu behandeln. Dasselbe geht hervor aus der Vertheilung der Muskeln, indem die Hüftmotoren bei den verschiedenen Gruppen auf dem eigentlichen Sternit ausgebreitet sind, nicht aber an den hypocoxalen Theilen (Verhoeff).

Syncoxa = Eucoxa + Hypocoxa.

Die Ganglienbildung vollzieht sich nach Heymons an den Innenenden der seitlichen Sternitanlagen, indem hier eine nach innen gehende Zellwucherung auftritt. Diese Zellmassen rücken allmählich nach innen, lösen sich von der Hypodermis ab und bilden schliesslich eine unpaare, in der Mediane verwachsene Masse.

Beim Beginn der embryonalen Einkrümmung bleibt das vorderste, dem Akron zugehörige Kopfstück an der Eioberfläche. Von ihm aus geht ein Wachsthumsprocess sowohl nach unten, hinten, als auch oben, vorn. Das Labrum vergrössert sich namentlich in die Quere und bedeckt die Mundöffnung, während nach Schwund des prämandibularen***) Seg-

*) Vergl. „über Tracheaten-Beine, 6. Aufsatz, Hüfttheile und Mundfüsse der Chilopoden". Archiv für Naturgeschichte, Berlin 1904, mit 2 Tafeln.

**) Die Hypocoxa ist nicht zu verwechseln mit der von Heymons bei Rhynchoten beschriebenen Subcoxa!

***) Das Vorkiefersegment muss Prämandibular-, nicht Intercalarsegment genannt werden, da als Intercalarsegmente die beinlosen Vorderringe der Doppelsegmente zu bezeichnen sind.

mentes die Mandibeln an jene beiden herandrängen. Die Antennen rücken weiter nach oben und vorn. Die Lamina cephalica ist nach Heymons das Verwachsungsproduct der Tergite der Mundtheilsegmente mit Theilen des Akron.

Die Verwachsung der Tergite des Kieferfuss- und ersten Laufbeinsegmentes fand er bei *Scolopendra* im Fetalstadium durch eine Naht noch gut angezeigt. Die Gliederung der Antennen beginnt schon am Keimstreif mit vier undeutlichen Absetzungen; die typische Endzahl der Glieder ist bei *Scolopendra dalmatica* und *cingulata* nach Heymons 17.

Das Mandibularsegment bildet statt eines eigentlichen Sternites einen medianen Zapfen, den Hypopharynx, welcher später eine zum Munde leitende Längsrinne erhält, daher zweitheilig wird. — Die Entwickelung der Mund- und Kieferfüsse schildert Heymons sehr kurz: An den vorderen Maxillen unterscheidet er drei Glieder und an dem grundwärtigsten derselben einen inneren Coxalfortsatz, während als Sternit eine „schmale basale Platte“ angegeben wird. Die Bildung der hinteren Maxillen und der Maxillipoden ist nach Heymons etwas anders, indem die Hälften derselben sich noch enger aneinander lagern, so dass eine vollständige mediane Verwachsung der Hüften erfolgt. Mit ihnen vereinigt sich ausserdem das Sternit, sodass eine unpaare Sternocoxalplatte zur Ausbildung gelangt. Die hinteren Maxillen erfahren nach Abwerfung des Eizahnes eine starke Streckung. Die Klaue fasst Heymons als „kurzes echtes Glied“ auf, das erst später (vom Adolescens an) stärker chitinisire. Verhoeff fand, dass diese stärkere spätere Chitinisirung für die meisten Gebilde der Mundtheile gilt und dass für die Auffassung von Klauengliedern überhaupt in erster Linie das Verhalten der Beinmusculatur, namentlich aber der Krallenmuskeln ausschlaggebend ist. — Sinneshaare am vierten Gliede der hinteren Maxillen beobachtete Heymons erst im Adolescensstadium; das Sternocoxalstück derselben fand er bei *Scolopendra* schwach entwickelt. „Das Kieferfusspaar schliesst sich in seiner Entwickelung sowie in seinem Bau vollkommen an das hintere Maxillenpaar an“ (Heymons).*) Er schildert ferner die Sternocoxalplatte desselben im Fetalstadium als enthaltend einen noch ganz deutlich abgesetzten medianen Theil, der als Sternit angesprochen wird, und Seitentheile, die eingeschmolzenen Hüften. Nach Verhoeff ist dieser abgerundete mediane Theil nur eine Zwischenhaut, deren auffällige Erscheinung sich durch die eigenthümliche Art erklärt, in welcher Kieferfüsse und hintere Mundfüsse miteinander verbunden sind, nämlich durch eine ziemlich schmale, vorn abgerundete Brücke.

Heymons fasst die „fünf distalen Glieder“ der Kieferfüsse als Giftklaue auf, das fünfte und sechste Glied verwachsen und bilden die Endklaue.

Zur Entwickelung der Klauensehne führt „eine tiefe Sehneneinstülpung“ zwischen den beiden letzten Gliedern, an den Rumpfbeinen sowohl, wie an den Kieferfüssen.

---

*) Verhoeff konnte das nicht bestätigen, vergl. Archiv f. Nat. 1904.

Verhoeff fand für ein richtiges Verständniss der Chilopoden-Mundtheile in erster Linie die Gliederung und Musculatur und die Beziehungen beider zu einander als massgebend, ferner den Vergleich zwischen Laufbeinen und Mundbeinen: „An der Bauchfläche*) der Laufbeinsegmente liegen bei den Chilopoden zwei Segmente directer Muskeln in der Querrichtung hintereinander, von denen das innere dem Bereich des Sternit, das äussere dem Bereich der Coxa angehört. Ferner sind stets Brückenmuskeln vorhanden, welche durch das Gebiet von Sternit und Coxa zugleich ziehend, also neben jenen beiden Segmenten directer Muskeln sich erstreckend, am Grunde des Telopodit sich befestigen." Dieselben directen Muskelsegmente an der Bauchfläche weist Verhoeff für die Kieferfüsse nach, ebenso entsprechende Brückenmuskeln, und gewinnt dadurch die Grundlage für eine den Laufbeinverhältnissen entsprechende Auffassung. „Das Sternit des Kieferfusssegmentes ist nur bei *Scutigera* selbstständig geblieben und hier recht klein, bei allen übrigen Chilopoden ist es gross und breit und mit einem Theil der Hüften zu einem Coxosternum verschmolzen." Diese Hüfttheile befinden sich seitwärts, während die Hauptabschnitte der Hüften weiter oben und mehr versteckt liegen, voneinander stets getrennt (Coxalplatten), mit dem Coxosternum aber durch ein vorderes Randgebiet in nach den Gruppen verschiedener Weise verbunden. Zwischen Coxosternum und Coxalplatten ist eine meist sehr kräftige Musculatur entwickelt; es ist die vom Sternit an die Hüften ziehende directe. *Scutigera* erweist sich nicht nur in der Gliederung, sondern auch in der Musculatur der Kieferfüsse als die ursprünglichste Chilopodenform, d. h. ihre Kieferfüsse schliessen sich mehr als die der andern Chilopoden an den Bau der Laufbeine an.

Bei den hinteren Mundfüssen ist die directe Sternitmusculatur in Wegfall gekommen, da die Hüften einheitlicher Natur sind und das Sternit zwischen ihnen nur eine Verbindungsplatte bildet, welche je nach den Gattungen verschiedenartig entwickelt ist, bei *Scolopendra* z. B. rudimentär. Im Gegensatze zu den Kieferfüssen, welche am Grunde ein Paar starker, federnder Hebel aufweisen, sind also an den hinteren Mundfüssen Hüften und Sternit unbeweglich miteinander verwachsen. *Scutigera* bildet durch das grundwärtige Telopoditglied der hinteren Mundfüsse, welches sogar noch ein leichtes Abbrechen gestattet wie an Beinen, einen Gegensatz zu den andern Chilopoden, indem diesen ein solches Glied (Trochanter) fehlt. Andere Verhältnisse, die hier nicht erörtert werden können, zeigen denselben Gegensatz.

An den vorderen Mundfüssen besitzen alle Chilopoden ein Coxosternum, wobei dasselbe, von den Vorderlappen abgesehen, bald einheitlicher Natur ist, bald aussen oder innen, oder an beiden Stellen mehr oder weniger abgesetzt oder eingeschnürt. Bei *Lithobius* sind die Sternit-

*) Aus Verhoeff's 6. Aufsatz über Tracheaten-Beine, Hüften und Mundbeine der Chilopoden. 1904, Archiv für Naturgeschichte.

theile vollkommen mit den Hüften verwachsen. Trotzdem treffen wir noch deutliche Muskeln zwischen beiden an, was damit zusammenhängt, dass die vorderen Mundfüsse stark bei dem Aussaugen und Ausdrücken der Nahrungstheilchen mitwirken. Trotz der Verwachsung werden äussere und innere Theile des Coxosternums in Folge ihrer Elasticität in der Weise gegen einander verschoben, wie die Hälften eines Bogens durch Verkürzung seiner Sehne. Die Bewegung im coxosternalen Gebiet ist mithin eine wesentlich andere als bei den Kieferfüssen (Verhoeff).

Auch die Rumpfbeingliederung wird erst nach der Keimstreifeinkrümmung, also beim Embryo deutlich. Heymons fand bei *Scolopendra* acht unterschiedliche Glieder, nur an den Endbeinen sieben. Er zählt aber immer die Endklaue als Glied mit. Ob man aber so verfahren will, oder nicht, ist Sache der logischen Begriffsbestimmungen der Glieder. Heymons zählt lediglich bei der Gliederungsberücksichtigung die Klauen als Glieder mit, Verhoeff nicht, indem er Gliederung und Musculatur in Betracht zog, wonach sich die Klauen jedenfalls als Gebilde darstellen, die von den übrigen Gliedern principiell abweichen (Podotelson).

Hinsichtlich der Endbeine bestätigt Heymons Verhoeff's Befund, wonach die sogenannten unteren Pleuren eine Verschmelzung sind von Schenkelring und Hüfte mit Theilen der Pleuren, und betont, dass diese Basalglieder sich an den umgeschlagenen Seitenrand des 21. Tergit eng anschliessen. Ferner erwähnt Heymons zapfenartige Fortsätze am Basalgliede der Embryonenendbeine, welche viel schwächer und kleiner auch am 19. und 20. Beinpaare vorkommen und scharf abgesetzt, aber nicht abgegliedert sind. Gleichwohl weist er mit Recht darauf hin, dass diese Bildungen, welche sich bei den Entwickelten als die lange Zeit irrig „Pleuralfortsätze" genannten Höcker vorfinden, sehr an die bei vielen niederen Hexapoden vorkommenden Styli erinnern.

g. Telson und Genitalsegmente.

Das Telson, welches in den früheren Entwickelungsstadien eine schild- oder hufeisenförmige Gestalt aufweist, wird später zu einem breiten Zapfen. Das vor dem Telson befindliche Zwischenstück (Taf. X, Abb. 6, *xsm*) ist am Keimstreifen noch schmal, ungegliedert, und wird auch noch etwas von jenem bedeckt. Erst später zerfällt es in zwei Abschnitte, das 22. und 23. Rumpfsegment oder 29. und 30. postorale. Diese beiden Segmente, Genital- und Postgenitalsegment, bleiben an Grösse stets beträchtlich hinter den beintragenden Rumpfsegmenten zurück, doch treten auch an ihnen Ganglienanlagen auf, sowie paarige Cölomsäckchen und Gliedmassenhöcker. Die letzteren erscheinen aber nur als kleine Zapfen und treten erst viel später auf als die Beine, nämlich zu einer Zeit, wenn bei diesen schon die Gliederung bemerkbar ist. Die Höcker des Postgenitalsegmentes verschwinden aber bald wieder, während die des Genitalsegmentes als kleine Knötchen erhalten bleiben (vergl. Taf. IX, Abb. 9). Ueberhaupt erleidet das ganze Postgenital-

segment eine auffallende Verwandlung, indem es bei der weiteren Entwickelung von der Oberfläche verdrängt und fernrohrartig in das Genitalsegment eingestülpt wird. Aber auch das Genitalsegment seinerseits sinkt theilweise in den Körper ein, so dass es vom Endbeinsegment vorn umfasst wird, ähnlich das Telson. Diese bei den Entwickelten stark ins Körperinnere eingesenkten Theile können aber durch Blutdruck ziemlich weit vorgestülpt werden, was wahrscheinlich bei der Begattung geschieht. Vom Genitalsegment ist bei Erwachsenen besonders das Sternit gut entwickelt, welches beim ♀ eine mediane Naht besitzt, während beim ♂ dagegen an den Seiten kurze Genitalanhänge als eingliedrige Gliedmassen vorkommen (Taf. XI, Abb. 2, *styl*). Heymons hat dieselben „styli genitales“ genannt, was Verhoeff deshalb für unstatthaft hält, weil dadurch Verwechselungen mit den Styli der Insecten entstehen können, welche nicht Gliedmassen sind, sondern anhängende Theile von solchen.

Diese Genitalanhänge sind Tastglieder von sexueller Function. Bei *Scolopendra cingulata* ♂ deutlich, sind sie bei *dalmatica* ♂ sehr schwach entwickelt. Das Postgenitalsegment ist ganz umgewandelt, die Tergite des Genital- und Postgenitalsegmentes verwachsen. Das Telson umschliesst den After mit drei grösseren Klappen Lamina supraanalis und Laminae adanales. Dazu kommt noch eine schwache Lamina subanalis, vor welcher sich die Genitalöffnung befindet.

h. Mesoderm und Cölomsäckchen.

Das Mesoderm, welches sich hauptsächlich an den Seitentheilen des Embryos entwickelt, besteht aus anfangs rundlichen Zellen, welche locker und unregelmässig aneinander stossen, also keinen epithelialen Zusammenhang zeigen wie das Ektoderm. Während anfänglich eine Sonderung zwischen Meso- und Entoderm nicht sicher gemacht werden kann, tritt sie später dadurch deutlich zu Tage, dass das Entoderm proximal vom Mesoderm, sich an der Dotteroberfläche als ein abgeplattetes Epithel ausbreitet. Während die Mesodermbildung auf den Keimstreifen beschränkt ist, dehnt sich das Entoderm auch ausserhalb desselben aus, greift also auch auf die Regio embryonalis über. Sobald das Entoderm sich ausgestaltet hat, stellt das Mesoderm zwei seitliche, mit segmentalen Anschwellungen versehene Stränge dar, und seine meisten Zellen gehen bald zu einer aus cylindrischen Zellen bestehenden epithelialen Lagerung über und bilden die ventrale Wand von Cölomsäckchen (somatische). Andere, mehr abgeplattete Mesodermzellen bilden ebenfalls einen festeren Verband und stellen die dorsale, dem Entoderm benachbarte Wand der Cölomsäckchen dar (viscerale). Somatische und viscerale Wand liegen anfangs fest zusammen; später tritt ein Spaltraum zwischen ihnen auf, das Cölom, dessen Säckchen sich meist in der Richtung von vorn nach hinten entwickeln. Ihre Vertheilung ist (Taf. XI, Abb. 7) nach Heymons folgende:

Akron	0	Paar Cölomsäckchen
Präantennensegment	1	„ „
Antennensegment	1	„ „
Prämandibularsegment	1	„ „
Mandibelsegment	1	„ „
vorderes Mundfusssegment	1	„ „
hinteres Mundfusssegment	1	„ „
Kieferfusssegment	1	„ „
21 beintragende Rumpfsegmente	21	„ „
Genitalregion	2	„ „
Telson	0	„ „
Im Ganzen	30	Paar Cölomsäckchen

Diese Cölomsäckchen nehmen einen besonderen Antheil an der Entwickelung der Gliedmassen. Wenn diese nämlich hervorknospen, rückt die somatische Säckchenwand mit in den Segmentanhang hinein und kleidet seinen Innenraum aus (vergl. Taf. XI, Abb. 4, *cöl*, *p*). In Folge dessen hängt die Grösse der Säckchen einfach von der Grösse der Extremitäten des Thieres ab*), das prämandibulare Segment hat also äusserst kleine Cölomsäckchen.

Nicht das ganze Mesoderm ist zum Aufbau der Säckchen verwandt worden. Vielmehr werden vorn und hinten in der Mediane Zellenhaufen angetroffen, welche Stomatodäum und Proktodäum umhüllen. Die vordere Masse breitet sich auch im Bereich der Oberlippe und des Clypeus aus, die hintere „bleibt in der Region des Telsons bestehen". Einzelne Mesenchymzellen finden sich in der ventralen Mediane.

Nach dem Auftreten von Gliedmassenhöckern enthalten die Cölomsäckchen drei Abschnitte: 1. einen mittleren, der grösstentheils der Extremität angehört, 2. einen inneren, der Gegend der späteren Sternite, 3. einen äusseren, in der Richtung nach den späteren Seiten zu gelegenen. (Heymons sagt „unter der Sternitanlage" und „unter der Tergitanlage".) Den 3. Abschnitt hat Heymons als „dorsalen Ursegmentabschnitt" bezeichnet. Diese drei Theile der Cölomsäckchen kommen allen beintragenden Rumpfsegmenten zu, werden aber undeutlich in der Kieferregion und fehlen den Säckchen des Prämandibularsegmentes, Präantennen- und Antennensegmentes.

An der somatischen Säckchenwand löst sich aussen eine Zellgruppe ab und liefert, dem Ektoderm sich anlegend, die dorsalen Längsmuskeln, innen, am Grunde der Extremitätenhöhle, ergiebt ein ähnlicher Vorgang die Anlage der ventralen Längsmuskeln. Nach diesen Ablösungen ist die somatische Säckchenwand so geschwächt, dass sie kaum noch von der visceralen zu unterscheiden ist.

*) Man sieht hieraus, dass gliedmassenlose Segmente embryologisch nur da erkannt wurden, wo sie, wie Akron und Telson, eine besonders bevorzugte Stellung einnehmen (Verhoeff).

In der cölomischen Gliedmassenhöhle treten auch Wucherungen und Ausstülpungen auf, welche, dem Ektoderm sich anlegend, später die Beinmuskeln liefern.

An dem taschenmesserartig eingekrümmten Embryo hebt sich an der Bauchfläche der Dottersack vom Ektoderm in den seitlichen Körperhälften ab, wodurch als erste Anlage des Schizocöls (Leibeshöhle) zwei spaltförmige Hohlräume gebildet werden, die mit Blutflüssigkeit gefüllten lateralen Blutsinus. Dieselben enthalten nur wenige Mesodermzellen. Von den seitlichen Körperanlagen aus beginnt sowohl nach der bauch-, als auch nach der rückenwärtigen Mediane ein Wachsthumsprocess, der „eine gleichmässigere Vertheilung des Mesoderms und die allseitige Umhüllung des vom Entoderm eingeschlossenen Dotters durch mesodermale Gewebe bezweckt“ (Heymons). Die Cölomsäckchen nebst ihren Lumina werden dabei immer mehr ausgedehnt, bis sie schliesslich „fast ganz“ zu Grunde gehen. Ihre seitlichen Abschnitte nehmen theil an der Bildung dorsoventraler Muskeln, der Bildung des Darmperitoneums und des Fettkörpergewebes. Sie werden immer mehr dorsalwärts ausgedehnt. Am dorsalen Ende, wo somatische und viscerale Wand ineinander übergehen, finden sich abstechende Zellen (Cardioblasten), welche später die Herzmuskeln liefern. Vor diesem Abschnitt hat sich die Höhle der Cölomsäckchen noch am besten erhalten, und dieselben sind auch segmental durch Dissepimente getrennt geblieben; diese fallen aber „nicht mehr ganz genau mit den Grenzen der Körpersegmente zusammen“.

Aus der weiteren Entwickelung ergiebt sich, dass diese Cölomabschnitte ein Genitalcölom darstellen. Mesodermaler Abkunft ist auch ein dünnes splanchnisches Zellenblatt, welches sich schon frühzeitig dem Entoderm eng anlegt und unabhängig von der Ausdehnung der Cölomsäckchen das Entoderm umkleidet (Taf. XI, Abb. 4 und 6, *splm*). Die durch ihre Grösse auffallenden Cardioblasten trifft man vom 8. bis 28. Metamer und zwar stellen sie in ihrer Gesammtheit jederseits einen zusammenhängenden Gefässstrang dar. Indessen enthalten auch die übrigen Körpersegmente, namentlich weiter vorn, entsprechende Zellelemente, Vasoblasten, die nicht scharf von den Cardioblasten zu trennen sind. Daher zieht durch den ganzen Körper ein Gefässstrangpaar. Das Rückengefäss wird durch Aneinanderlegen der Gefässstränge in der Rückenmediane gebildet. Die Herzhöhle ist daher kein Cölom, sondern ein abgegrenzter Theil der Leibeshöhle (des Schizocöls). Bei dem Beginn der Verwachsung nehmen die grossen Cardioblasten eine halbmondförmige Gestalt an. Das Herz reicht so weit wie die Cardioblasten, während die Vasoblasten die Aorta erzeugen. Die Adventitia des Herzens bilden kleinere, den Cardioblasten benachbarte Mesodermzellen. Die Herzklappen entstehen intersegmental an den Stellen, wo die Cardioblasten zweier Cölomsäcke aneinander stossen, liegen also den Dissepimenten entsprechend. Sie bilden sich an diesen Stellen durch eine Cardioblastenanhäufung. Auch die Klappen zwischen den 21 Herzkammern liegen

„nicht genau an den Segmentgrenzen“, sondern etwas nach vorn verschoben. Im Wesentlichen vollzieht sich die Bildung des Bauchgefässes (Epineuralgefässes) der des Rückengefässes entsprechend, aber ausgehend von den ventralen Theilen der Cölomsäckchen und beschränkt auf Vasoblasten. Die Entwickelung der Seitenblutgefässe ist schwer zu verfolgen, doch stellt Heymons fest, dass sie intersegmental erfolgt, ohne Betheiligung der grossen Cardioblasten und nicht als Ausstülpungen der beiden Hauptrohre, sondern besonders angelegt durch eigene Vasoblasten. Im Herzen sind gleich einige Blutzellen bemerkbar, etwas später auch in den Gefässen. Wahrscheinlich handelt es sich um frühzeitig selbstständig gebliebene Mesodermzellen.

Im Anschluss an die die Blutschläuche zusammensetzenden Zellen rücken unter denselben auch die erwähnten Genitalcölome zusammen und bilden eine doppelte gekammerte Röhre mit abgeplattetem Lumen. Die viscerale Wand dieser Genitalanlagen verliert sich bald in einem feinen Häutchen, dem Darmperitoneum, während die somatische Wand noch in die entsprechende des dorsalen Cölomsäckchentheiles übergeht. In letzterem lösen sich später der Länge nach Zellen ab, die zur Bildung einer dünnen Pericardialmembran führen. Dieses Häutchen reicht bis zum Herzen und theilt sich dort in zwei Lamellen, welche sich an die Herz-Adventitia heften und jederseits dorsal an die Haut. Dieses ist das Aufhängeband des Herzens.

Die nachbarliche Entstehung von Herz und Genitalröhren kommt auch später, wenn letztere weiter nach innen rücken, zunächst noch durch ein Cardiogenitalband zum Ausdruck, welches Genitalröhre und Pericardialseptum verbindet, später aber unkenntlich wird.

Die somatischen Wände der ventralen Cölomsäckchentheile erzeugen ausser Fettkörpermasse quer verlaufende Muskeln von intersegmentaler Lagerung („transversale Ventralmuskeln“), welche genetisch den Herzflügelmuskeln entsprechen, die ebenfalls intersegmental gelagert sind. Während letztere unterhalb des Herzschlauches verlaufen, sind die ersteren oberhalb des Bauchgefässses angebracht, stehen aber nicht in directer Verbindung mit demselben, sondern verwachsen mit ihrem Gegenüber.

Verhoeff bezieht diese unter dem Herzen und über dem Bauchgefäss gelegenen „intersegmentalen“ Transversalmuskeln auf die von ihm erörterten Intercalarsegmente, welche bei *Scolopendra* schwach entwickelt sind.

Während die vorher erörterten Organe nach Heymons aus der somatischen Cölomsackwand entstehen, bleibt von der visceralen nach Abgabe des splanchnischen Mesoderms nur ein zartes Blättchen übrig, das den Dotter umfasst und schliesslich das Peritoneum des Darmes bildet. Der Fettkörper entsteht aus den Zellen, welche nach der Muskelbildung, namentlich an der somatischen Wand, übrig blieben. Er hat ein loses Gefüge und vermehrt sich mit der Dotterverminderung, wobei er sich gleichmässig in der Leibeshöhle vertheilt. Die Pericardialzellen unter-

scheiden sich von dem übrigen Fettkörper nur durch die zahlreicheren eingeschlossenen Concremente. „Mit einem gewissen Recht“ werden „als Derivate des mesodermalen Fettkörpergewebes“ auch die bindegewebigen Membranen im Körperinnern betrachtet, wie die Adventitia des Nervensystems, das Perimysium der Musculatur und die Scheide der Matrix grösserer Tracheen. Auch die von Muskelinsertionen freien Stellen der Haut erhalten von innen eine aus spindelförmigen Elementen bestehende, fast fibrilläre Cutisschicht, die der ektodermalen Hypodermis eng anliegt (Taf. XI, Abb. 6, *cs*). Diese Cutisschicht ist auch dadurch interessant, dass sich in ihr im Laufe der postembryonalen Entwickelung bei *Scolopendra* Pigmentkörnchen einstellen von oft blauer oder grünlicher Farbe, die die Gesammtfarbe der Thiere bedeutend beeinflussen. Ziegelrothes Pigment tritt bei Jungen der *Scolopendra cingulata* im Hinterkopf, Kieferfusssegment und Endbeinsegment auf und giebt diesen halberwachsenen Individuen ihr charakteristisches Aussehen. Die Cutis kann sich stellenweise auch noch auf andere Organe weiter ins Innere ausdehnen und dabei Pigment führen, so an den Augen und grösseren Tracheen. Nur kurz sei hier auf die Lymphstränge hingewiesen (welche den Carminzellen von Duboscq entsprechen und im Rumpf und Kopfe auftreten), in Beziehung zu den Kopfsegmentdrüsen und Malpighischen Gefässen. Der paarige Lymphkörper im Kopfe soll nach Heymons in der späteren Entwickelung wieder verschwinden. Segmentale Lymphknoten fand er bei *Scolopendra dalmatica* in der Nachbarschaft der Stigmen, namentlich im Fetalstadium, in dem auch die Kowalewskyschen Lymphkörper zu bemerken sind, welche Ueberreste des primären Mesoderms darstellen. Der paarige Lymphkörper liegt zu Seiten des Oesophagus und entwickelt sich zunächst in der Gegend des Prämandibularsegmentes. Heymons erklärt ihn für homolog dem Subösophagealkörper (Wheelers) bei Insecten (*Xiphidium*-Embryonen u. a.). Die Lymphstränge von *Scolopendra* entsprechen physiologisch den Nephridien von *Peripatus* und den Anneliden, indem sie durch carminsaures Ammon roth gefärbt werden (Carminzellen), aber sie entstehen auch in einer den Nephridienverhältnissen bei *Peripatus* ähnlichen Weise, nämlich aus den Seitentheilen der Cölomsäckchen; doch geht mit dem Schwinden dieser ihre segmentale Anordnung vollständig verloren. Heymons betrachtet die Lymphstränge (und auch die Lymphkörper) als rudimentäre Segmentalorgane.

Die schematisch einfache Bildung der Cölomsäcke sieht Heymons als einen ursprünglichen Charakter an, ebenso den Umstand, dass alle Metameren, mit Ausnahme von Akron und Telson, ein Cölomsäckchenpaar besitzen, während bei Insecten in einem oder mehreren Metameren diese fehlen. Die Opisthogoneaten lassen, auch mit Rücksicht auf *Scolopendra,* keinen Zweifel bestehen, dass die Cölomsäckchen dem Mesoderm angehören. Die Entwickelung des ventralen Theiles derselben ist besonders bemerkenswerth, weil er sowohl den Onychophoren als auch den

Insecten fehlt. Nicht zum Cölom gehört der Perivisceralsinus, da er vielmehr ein blutführender Spaltraum ist, zwischen dem Darmperitoneum und der aus der splanchnischen Mesodermschicht entstandenen Darmmuscularis.

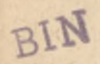
i. Ektoderm (Drüsen, Stigmen).

Das Ektoderm ist während der ganzen Embryonalentwickelung ziemlich dick, trotzdem aber bleibt es einschichtig. Die Cuticula des Körpers wird erst im Adolescensstadium deutlich dreischichtig, wobei die polygonale äusserste Schicht in ihrer Felderung vollkommen ein Abbild der Hypodermiszellen darstellt. Trotzdem ist die innerste Schicht die dickste. Die Ausbildung von Borsten und Haaren beginnt erst in der Fötalzeit. Die Drüsenzellen entstehen durch Vergrösserung gewöhnlicher Hypodermiszellen.

Die fünf Paar Kopfsegmentdrüsen entstehen alle ungefähr gleichzeitig kurz nach der Keimstreifeinkrümmung durch Hypodermiseinstülpungen. Die Coxaldrüsen des ersten Laufbeinsegmentes münden anfangs „unmittelbar an der Basis“ desselben am „hinteren lateralen Rande“. Erst später rücken sie ab und mehr nach oben hin. Die Drüsen des Systems 3 nennt Heymons Glandulae mandibulares und schildert die Lage ihrer Mündungen als „bereits auf dem Mandibularsternit“ befindlich, am Grunde des Hypopharynx. Für die Giftdrüsen ist bemerkenswerth, dass die Einstülpungsöffnung nicht am Ende, sondern am Grunde „des letzten Gliedes“ der Kieferfüsse liegt. Erst später bildet sich eine Rinne, welche, parallel zur Längsaxe des Gliedes verlaufend, bis zur Spitze desselben reicht, sich dann zu einem Rohr schliesst und in Verbindung mit der ersten Einstülpung den Ausführcanal darstellt.

Die nähere Beziehung der zusammengesetzten Drüsen zu Gliedmassen findet auch Heymons offenkundig. Er unterscheidet laterale und mediale Extremitätendrüsen, je nachdem sie zum Grunde der Segmentanhänge lateral oder median ausmünden. Zu den lateralen Drüsen rechnet er die Maxillardrüsen des Systems 4 und die Coxaldrüsen des ersten Beinpaares, zu den medianen die Mandibular- und Endbeindrüsen. Letztere sollen „auf die mediane Seite des ersten Beingliedes, der Coxa, hinaufgerückt“ sein, doch sieht er die Homologie der letzteren beiden Paare noch „als sehr fraglich“ an. Verhoeff hält gerade die Lage der Drüsenmündungen auf den Hüften schon deshalb für das Ursprüngliche, weil bei zahlreichen anderen Chilopoden Hüftdrüsen angetroffen werden, und zwar in oft weit geringerer Zahl als bei *Scolopendra*, oft aber während der Entwickelung an Zahl zunehmend. Hüftdrüsen sind auch bei Diplopoden eine häufige Erscheinung. Er hält ferner die Hüftdrüsen der Endbeine und die Kopfsegmentdrüsen IV und V (vielleicht auch III) sämmtlich für Coxaldrüsen und homodynam.

Bald nach der Keimstreifeinstülpung entstehen nach Heymons auch die Stigmen, und zwar die bei *Scolopendra* bekannten 9 Paare. Ver-



kümmerte Anlagen an andern Segmenten beobachtete er nicht. Es bilden sich vom Stigma aus zunächst drei Tracheenäste, einer nach vorn, ein anderer nach hinten und ein dritter kleinerer unten nach dem Beine gerichtet. Vom Boden des Stigmabeutels (nicht „Stigmentasche"!) kommen aber später mehr Tracheen, so dass ein ganzes Büschel entsteht. Die Wand des Stigmabeutels umgeben auffallend grosse Zellen. In der späteren Embryonalzeit tritt ein eigenthümlicher Stigmenkegel auf, der dorsal stark chitinisirt und innen einen Muskel besitzt, welcher den Schluss der Stigmenöffnung bewirkt, welche sich an der Spitze des Kegels befindet. Für die phylogenetische Ableitung des Tracheensystems bietet die Entwickelung „keine Anhaltspuncte".

Erich Haase beschreibt für die von der Mutter als Fötus beschützten *Scolopendra* und *Heterostoma* folgende Bildung: „An den stigmentragenden Segmenten steht über der Stelle, wo das Stigma liegt, ein hakenförmiger, stark chitinisirter Vorsprung. Das Stigma selbst ist bei beiden gleichmässig gebaut und erinnert an die einfachen Verhältnisse bei *Cryptops* oder auch *Lithobius.* Unter diesem Embryonalstigma entsteht das neue, welches sich durch die Entwickelung der Schutzzäpfchen auszeichnet und bei *Heterostoma* aus der Contraction des embryonalen abzuleiten ist."

k. Entwickelung des Nervensystems.

Bauchmark.

Die ektodermalen Ganglienleisten, aus welchen sich das Bauchmark entwickelt, sind bereits oben erwähnt worden, ebenso die drei Theile, in welche jede Hälfte einer Segmentanlage zerfällt. Im flachen, inneren Abschnitt, in der Nähe der Extremitätenbasis, wird das Ektodermepithel mehrschichtig, wobei sich die Zellkerne in die Tiefe zurückziehen, als erstes Zeichen, dass die betreffenden Zellen überhaupt ins Körperinnere zu rücken bestimmt sind. Solche Einwanderungsstellen finden sich paarweise an den Rumpfsegmenten und zwar in der Mitte zwischen Vorder- und Hinterrand, an der Stelle, wo der innere Abschnitt der Segmentanlage („Sternitanlage") in die Membrana ventralis übergeht.

Die Zelleneinwanderung ist so beträchtlich, dass an diesen Stellen flache Einsenkungen entstehen, die Gangliengruben (Taf. XI, Abb. 4, *ggo*). Median von denselben lösen sich auch noch einzelne von der Oberfläche ab und bilden einen Mittelstrang. Bei der Ablösung der Gangliengrube von der Oberfläche werden einige Ektodermzellen mit ins Innere gezogen, welche sich dann auf der Oberfläche der Ganglienanlagen ausbreiten und später das äussere Neurilemm derselben bilden. Die Mittelstrangzellen bilden zwischen den nach innen gerückten Ganglienanlagen und dem weiter medial gelegenen Theil des Ektodermepithels einige Zeit einen Verbindungsstrang.

Die Gruben sind beim Abrücken von der Hypodermis mehr nach

aussen gedreht worden. Der Länge nach durchziehen den Körper nun zwei Neuralstränge, welche aber durch die ziemlich breite Membrana ventralis getrennt sind. Die weitere Entwickelung führt, unter Vermittelung der Neuralstränge, zu einer Vereinigung derselben, und damit zur Bildung eines einheitlichen Bauchmarkes. Die Neuralstränge rücken in der Medianlinie zusammen, werden verkürzt und trennen sich von der Membrana ventralis ab. Die Ganglienanlagen rücken zusammen und vereinigen sich zum unpaaren Bauchmark, die Gangliengruben schwinden allmählich immer mehr. Die Punctsubstanz entsteht an der Rückenseite der Ganglienanlagen und stösst hier direct an das somatische Blatt des bauchwärtigen Theiles der Cölomsäckchen. Erst später umfassen die erwähnten Neurilemmzellen die Ganglien auch oben und bedecken die Punctsubstanz. Ein besonderes inneres Neurilemm soll sich auf Kosten dieser dorsalen Neurilemmzellen entwickeln. Die Ganglienpaare verwachsen in jedem Segmente so sehr, dass die Mittelstränge nur noch dadurch zum Ausdruck kommen, dass die Punctsubstanz in zwei Gruppen getrennt ist. Von Quercommissuren kann nicht mehr die Rede sein. Die Bildung der Längscommissuren ist nicht genügend aufgeklärt; es sollen daran Mittelstrangzellen betheiligt sein. Die Seitennerven sollen „aus dünnen Zellensträngen hervorgehen, welche schon frühzeitig in lateraler Richtung von den Gangliengruben auswachsen". Das Bauchmark (ohne das Schlundganglion) enthält bei *Scolopendra* anfänglich 24 Ganglien, von denen aber das dem Genital- und Postgenitalsegment angehörige 23. und 24. nur vorübergehend und schwach als getrennt erkennbar sind und bald zu einem einheitlichen Terminalganglion zusammentreten, welches selbst beim Fötus keine Spur seiner Doppelnatur erkennen lässt und auch beträchtlich kleiner ist als das des Endbeinsegmentes. Am Ende der Embryonalzeit fand Heymons das Kieferfussganglion noch selbstständig; bei Erwachsenen ist es nach den Befunden mehrerer Autoren mit dem Schlundganglion vereinigt.

Das Telson besitzt keine Ganglienanlagen, doch strahlen Nerven in dasselbe aus.

Schlundganglion und Gehirn.

Das Schlundganglion entsteht embryonal aus drei Ganglienpaaren, welche dem Mandibular- und den beiden Mundfusssegmenten angehören, in einer dem Bauchmark analogen Weise. Es treten die Ganglien so eng aneinander, dass, unter Fortfall von Längscommissuren, schnell ein einheitliches Schlundganglion zu Stande kommt.

Das Gehirn von *Scolopendra* geht nach Heymons hervor aus vier verschiedenen Anlagen:

1) einer unpaaren, präoralen Anlage im Akron = Archicerebrum,

2) zwei paarigen, gleichfalls präoralen Anlagen = dorsale Rindenplatte (Lamina dorsalis cerebri), Lobi frontales und Lobi optici,

3) drei metamer auf einander folgenden paarigen, postoralen Gang-

lien im Präantennen-, Antennen- und Prämandibularsegment = Protocerebrum, Deuterocerebrum und Tritocerebrum,

4) einem präoralen, unpaaren Abschnitt des Eingeweidenervensystems (Ganglion frontale) = Pons cerebri.

Das Archicerebrum wird als erster Abschnitt des gesammten Nervensystems gebildet, erkennbar, wenn ausser den Antennen noch keine Gliedmassenanlagen zu sehen sind. Seine Anlage tritt auf im Bereiche des eigentlichen Clypeus, erstreckt sich aber nicht in die Region der Oberlippe. In der Clypeusanlage wird also das Ektoderm wieder mehrschichtig, die innersten Theile lassen Punctsubstanz erkennen, und endlich löst sich die innere, mehrschichtige Masse von einer einschichtigen Hypodermis ab. Noch ehe dies geschehen ist, treten neben dem Archicerebrum als mediale Hirngruben (Taf. XI, Abb. 1, *ggom*) flache Einsenkungen auf, ähnlich den Gangliengruben des Bauchmarkes. Sie liegen am Vorderende der Ganglienrinnen, medial vor dem Grunde der Präantennen, ihre Ganglienmassen hängen mit dem Archicerebrum zusammen. Lateral von den medialen Hirngruben entstehen etwas später noch andere Einsenkungen, die lateralen Hirngruben (Abb. 1, *ggol*), welche die Substanz für die Lobi frontales und vielleicht auch für die Lobi optici liefern. Sie treten am äussersten, nach aussen umgebogenen Ende der Ganglienrinnen auf, vor den Präantennen. Die beiden Hirngrubenpaare sind nicht scharf voneinander getrennt, daher denn auch die von ihnen gebildeten Ganglienzellen eine zusammenhängende Masse ergeben.

Von den genannten Haupthirngruben gehen auch bei der Weiterentwickelung kleine Nebengruben aus. Analog den Bauchmark-Gangliengruben treten drei Paare von Gruben im Bereich des Präantennen-, Antennen- und Prämandibularsegmentes auf, liefern aber nicht Bauchmark, sondern Hirntheile. Sie bilden ursprünglich den Boden des cephalen Abschnittes der Ganglienrinnen zwischen Clypeus und Antennen. Die Grösse dieser Gangliengruppen entspricht der definitiven Grösse ihres Segmentes, daher sind die des Präantennensegmentes sehr klein. Sie lösen sich von der Hypodermis ab, ähnlich den Bauchganglien.

Das Archicerebrum verwächst später mit den angrenzenden Hirntheilen vollkommen, insbesondere auch mit den aus den lateralen Hirngruben entstehenden Lobi frontales und einer als dorsale Rindenplatte (Lamina dorsalis cerebri) bezeichneten, von den medialen Hirngruben ausgegangenen Ganglienmasse. Die Ganglien des Präantennensegmentes bilden die breite Verbindung zwischen dem Vorderhirn (Procerebrum) und dem Mittelhirn (Mesocerebrum = Deuterocerebrum), welches aus den Ganglien des Antennensegmentes entsteht, ein entsprechender abgegrenzter Gehirntheil ist aber nicht nachweisbar. Dagegen konnte Heymons kleine, an die Haut laufende Nerven auffinden, welche er als präantennale auffasst. Die deuterocerebralen Lappen liegen ursprünglich hinter dem Vorderhirn; nach vorn gelangen sie erst mit der Verschiebung der Antennen. Hinter ihnen befindet sich, ohne scharfe

Abgrenzung, das aus den Ganglien des Prämandibularsegmentes entstandene Tritocerebrum, welchem auch die Schlundcommissuren angehören.

Hirncommissuren sind bei *Scolopendra*, den Verhältnissen des Bauchmarks entsprechend, kaum als solche ausgebildet. Eine suböso-phageale Quercommissur des Tritocerebrums fehlt. Drei quere Faserzüge in der Punctsubstanz des Gehirns spricht Heymons an als Reste der Quercommissuren der Ganglienpaare des Protocerebrums oder des Präantennensegmentes, des Deuterocerebrums oder Antennensegmentes und Tritocerebrums oder Prämandibularsegmentes. In der Auffassung der protocerebralen Commissur steht er im Gegensatze zu Saint-Rémy, welcher sie als „commissure des lobes optiques“ anspricht.

Das Eingeweidenervensystem erscheint in den ersten Andeutungen nach der Keimstreifeinkrümmung. Man trifft am Grunde der Oberlippe über dem Stomatodäum eine gangliengrubenartige Einsenkung, welche bald zu einer Ablösung vom Vorderdarmepithel führt. Hiermit entsteht ein Ganglion frontale, aber nur vorübergehend, denn die Ganglien des Prämandibularsegmentes legen sich an jenes an und verschmelzen bald ganz mit ihm, wodurch die Hirnbrücke zu Stande kommt, die nur durch ein von der Arteria cephalica durchsetztes Loch vom Vorderhirn getrennt ist. Hinten von der Hirnbrücke entsteht der Nervus recurrens aus Ganglienzellen, welche dorsomedian der Stomatodäumwand entstammen, wobei es aber nicht mehr zu gangliösen Anschwellungen kommt. Ventral entspringen hinten an den Deuterocerebrumlappen zwei kleine Nerven, welche vielleicht ein schwaches, paariges Eingeweidenervensystem darstellen.

Ein Dorsalnerv entsteht unabhängig vom übrigen Nervensystem und erst zur Zeit, wo sich das Rückengefäss bildet, durch Ablösung einzelner kleiner Zellen aus dem Ektoderm in der dorsalen Mediane. Dieselben legen sich der rückwärtigen Herzwand an und vereinigen sich zu einem Längsstrang, wenn das Herz sich tiefer in den Körper einsenkt.

Die Schläfenorgane (vergl. auch S. 40) sind in den älteren Embryonalstadien, d. h. vor und während der ersten Häutung, wenn die Lobi frontales und optici sich von der Hypodermis losgelöst haben, als unregelmässige Zellenmassen zu erkennen, welche jederseits sowohl mit dem Lobus frontalis zusammenhängen, als auch noch eine Verbindung mit ihrem Entstehungsheerd, den lateralen Hirngruben, aufweisen. Die letztere Verbindung wird ziemlich lange durch einen Zellenstrang aufrecht erhalten, geht aber nach der Embryonalzeit zuletzt ganz verloren, so dass die Schläfenorgane dann ohne alle Verknüpfung mit der Haut stehen. Auch vom Lobus frontalis schnüren sie sich mehr und mehr ab, bleiben aber dauernd mit ihm verbunden durch einen Strang, welcher den Schläfennerv (N. Tömösvaryi) darstellt. Beim entwickelten Scolopender bestehen die Schläfenorgane aus ovalen Lappen vom Aussehen acinöser

Drüsen, in welchen sich der Nerv mit kleinen Reisern vertheilt. Die grossen, kernführenden Zellen der Lappen haben das Aussehen von Ganglienzellen.

Wenn auch die physiologische Bedeutung der Schläfenorgane der Chilopoden nicht genügend aufgeklärt ist, so spricht doch das Fehlen des Zusammenhangs mit dem Hautskelett, wie es Heymons für *Scolopendra* schildert, im Gegensatze zu den von *Lithobius* vertretenen Fällen (S. 40) dafür, dass diese Scolopenderorgane in ihrer Bedeutung im Abnehmen begriffen sind, zumal im Hinblick auf ihr spärliches Vorkommen bei Hexapoden (Postantennalorgane der Collembolen).

Von der Zusammensetzung des *Scolopendra*-Gehirns giebt Heymons folgende Uebersicht:

		Bestandtheile	Ursprungsort	primäre Lage
		I. Vorderhirn = Protocerebrum s. lat.		
Procerebrum	Syncerebrum	1. Archicerebrum	Clypeus	präoral
		2. Lamina dorsalis cerebri	mediale Hirngruben	
		3. Lobi frontales	laterale Hirngruben	
		4. Lobi optici		
		5. Protocerebrum s. str.*)	Präantennengruben	1. postorales Segment
		II. Mittelhirn = Deuterocerebrum		
Mesocerebrum		6. Lobi antennales (olfactorii)	Antennengruben	2. postorales Segment
		III. Hinterhirn = Tritocerebrum		
Metacerebrum		7. Lobi postantennales (tritocerebrales)	Prämandibulargruben	3. postorales Segment

Das Archicerebrum, welches übrigens am ausgebildeten Gehirn nicht mehr als besonderer Abschnitt zu erkennen ist, unterscheidet sich auffällig von allen andern Hirntheilen durch die unpaare Natur, die einfache Zelleneinwanderung und seine frühere Anlage. Heymons vergleicht es mit dem im präoralen Kopflappen gelegenen Prostomium der Anneliden als einem primären Oberschlundganglion (Scheitelganglion, „Urhirn" der Antennaten). Während aber bei Anneliden zwischen den Anlagen dieses Oberschlundganglions und des Bauchmarkes noch eine Trennung zu verzeichnen ist, legen sich bei *Scolopendra* die übrigen Hirntheile eng an das Archicerebrum.

Die Lobi frontales sieht er als Organe an, welche ursprünglich für die Schläfenorgane eine Bedeutung hatten und vermuthet, dass sie sich später erst durch „Uebernahme anderer Functionen" zu einem dauernden Gehirnbestandtheil gebildet hätten. Die secundäre Vergrösserung des Gehirns bei den Tracheatenvorfahren erklärt er daher als in erster Linie

*) Besser wäre es, zur Vermeidung von Verwechselungen mit dem Protocerebrum s. lat. für diesen Theil den Ausdruck Präcerebrum in Anwendung zu bringen (Verhoeff).

bedingt durch die im präoralen Theil des Kopfes zur Entwickelung gekommenen Sinnesorgane, mit denen die Tömösvary'schen und die Ocellen gemeint sind. Das ganze Syncerebrum von *Scolopendra* vergleicht Heymons mit dem Polychäten-Gehirn, wobei sich aber der gewichtige Unterschied herausstellt, dass bei *Scolopendra* die Hirnbildung mit dem Syncerebrum nicht abgeschlossen ist, sondern dass die Bauchmarkganglien der drei vordersten Rumpfsegmente mit dem primären präoralen Gehirnabschnitt verwachsen.

Ein Vergleich mit den Insecten zeigt, dass das ganze Gehirn paarig angelegt wird, so dass diesen ein Archicerebrum eigentlich fehlt, höchstens kann die Supraösophageal-Commissur darauf bezogen werden. Stark ist aber bei den Insecten die Entwickelung der Seitentheile des präoralen Abschnittes. Heymons giebt folgende Uebersicht:

Chilopodengehirn	Insectengehirn
Archicerebrum	vorderer Abschnitt der Supraösophagealcommissur,
Lamina dorsalis cerebri	Lobus tertius Procerebri,
Lobus frontalis	Lobus secundus Procerebri,
Schläfenorgane	interganglionale Verdickungen,
Lobus opticus	Lobus primus (opticus) Procerebri,
Ocellen	laterale Ocellen (Facettenaugen),
Protocerebrum	(bisher nicht nachgewiesen),
Deuterocerebrum	Deuterocerebrum,
Tritocerebrum	Tritocerebrum.

Hieran anschliessend erörtert Heymons die Kopfsegmentirung und betrachtet natürlich das Akron der Chilopoden als homolog dem Prostomium der Anneliden, das Präantennensegment als homolog dem ersten nachfolgenden Metamer derselben (Peristomium). Der Kopfabschnitt (Cephalon) der Chilopoden setzt sich zusammen aus dem präoralen Akron und sechs postoralen Segmenten, Präantennen-, Antennen-, Prämandibular-, Mandibularsegment, vorderes und hinteres Maxillensegment. Die Insecten verhalten sich ebenso, doch ist das Präantennensegment noch mehr verkümmert. Es scheint jedoch, als hätten die beiden grossen, durch die Clypeuspartie vereinigten Scheitellappen des Akron sich auf Kosten des Präantennensegmentes vergrössert. Antennen- und Prämandibularsegment mit ihren Ganglien, Deutero- und Tritocerebrum entsprechen einander vollkommen bei Chilopoden und Insecten. Die Anschauung einer von den echten Tracheaten (= Antennata) von Urbeginn an abweichenden phylogenetischen Entwickelung der Arachnoideen und Gigantostraken erfährt eine Bestätigung durch Heymons' Hinweis darauf, dass der Tracheatenkopf dem Cephalothorax jener entspricht, wobei nur das letzte (7.) Segment des letzteren abzurechnen ist, d. h. also, dass das

Mandibel- und die beiden Maxillensegmente der Antennaten dem ersten bis dritten Beinsegmente der Spinnenthiere homolog zu setzen sind.

Hinsichtlich der Crustaceen vergleicht Heymons das Präantennensegment der Chilopoden nicht mit dem Antennulensegment, sondern erachtet es, ähnlich wie bei den Insecten, als im Protocephalum enthalten; daher setzt er das Antennensegment der Chilopoden dem Antennulasegment der Crustaceen gleich.*) Er theilt die Gliederthiere ein in *Atelocerata* (Progoneata + Opisthogoneata), *Chelicerata* (Arachnoiden und Gigantostraken) und *Teleiocerata* (Trilobiten und Crustaceen). Aber gerade die hier in Betracht kommende Bezeichnung *Atelocerata* ist entbehrlich, weil die eingebürgerten Namen *Tracheata* und *Antennata* wenigstens ebenso bezeichnend sind, und ferner die Begründung „Kerfthiere mit unvollständigen Fühlern“ nicht nur leicht missverstanden werden kann, sondern auch insofern unzweckmässig ist, als wir keine *Antennata* kennen, bei denen hinter den Antennen wirkliche Fühler vorkommen. Die Gliedmassenhöcker des Prämandibularsegmentes der *Antennata* sind überhaupt nirgends als antennenartige Gebilde zur Entwickelung gelangt.

Heymons weist auch auf die Coxalfortsätze der Trilobiten hin (Beecher), welche an allen Extremitäten, mit einziger Ausnahme der Antennen, vorkommen können. Solche Coxalfortsätze will er für alle Gliederthiere, mit Ausnahme des Antennen- und Präantennensegmentes, ursprünglich in Anspruch nehmen, deutet auch z. B. die an 10 Beinpaaren bei Symphylen vorkommenden Styli in diesem Sinne.**) Es dürfte Bedenken begegnen, dass Heymons „die Arthropoden monophyletisch aus übereinstimmenden Stammformen“ hervorgehen lässt, obwohl er selbst betont, dass die drei oben genannten grossen Gruppen derselben „bereits seit dem Paläozoicum unabhängig nebeneinander bestehen, und dass man Uebergänge zwischen ihnen nicht nachgewiesen hat“.

Heymons hat für die Segmentirung des Cephalons eine alle Gliederthiere in Betracht ziehende Uebersicht gegeben, nach welcher also das Präantennsegment (erste Metamer) nur den Myriopoden zukommen würde, bei allen andern Classen aber im Protocephalon (Akron + Präantennensegment) enthalten sein würde. Es ist ganz zweifellos, dass diese Betrachtung für die Insecten richtig ist, daher er denn folgende Parallele aufstellt:

---

*) Es wäre doch auch die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, dass die Antennensegmente der Tracheaten denen der Crustaceen entsprächen, das Antennulensegment dem Präantennensegment der Chilopoden, und dass das ohnehin kleine Prämandibularsegment der Opisthogoneata bei den Crustaceen verkümmert sei. (Verhoeff.)

**) Bei der Beurtheilung der Coxalfortsätze kann es unmöglich gleichgiltig sein, ob muskelführende, bewegliche, oder muskellose, unbewegliche, vorliegen, und ob sich dieselben innen, aussen oder am Ende der Hüften befinden. (V.)

	Myriopoda (*Scolopendra*)	Insecta (*Forficula*)
Akron	(Akron)	(Protocephalon)
1. Metamer	(Präantennensegment)	
2. Metamer	Antennensegment	Antennensegment
3. Metamer	(Prämandibularsegment)	Prämandibularsegment
4. Metamer	Mandibelsegment	Mandibelsegment
5. Metamer	1. Maxillensegment	1. Maxillensegment
6. Metamer	2. Maxillensegment	2. Maxillensegment

(Die eingeklammerten Segmente sind extremitätenlos.)

Sehr auffallend ist es aber, dass nach Heymons' Vergleichen das „1. Metamer" überall ohne Gliedmassen sein soll, d. h. bei allen Gliederthieren, einschliesslich der Trilobiten. Wenn das richtig ist, würde das Präantennensegment seiner Natur nach eine Mittelstellung einnehmen zwischen den typischen Cephalonsegmenten einerseits und dem Akron andererseits, eine Anschauung, welche durchaus nichts Unwahrscheinliches in sich trägt. Heymons giebt auf Grund seiner Untersuchungen folgende Uebersicht:

	Myriopoda	Arachnoidea	Crustacea
Akron	(Akron)	(Protocephalon)	(Protocephalon)
1. Metamer	(Präantennensegment)		
2. Metamer	Antennensegment	Chelicerensegment	Antennulasegment
3. Metamer	(Prämandibularsegment)	Pedipalpensegment	Antennensegment
4. Metamer	Mandibelsegment	1. Beinsegment	Mandibelsegment
5. Metamer	1. Maxillensegment	2. Beinsegment	1. Maxillensegment
6. Metamer	2. Maxillensegment	3. Beinsegment	2. Maxillensegment
7. Metamer	—	4. Beinsegment	—

Es liegt nahe, bei den extremitätenlosen Präantennen- und Prämandibularsegmenten an einen Vergleich mit den zwischen den beintragenden Rumpfsegmenten der Chilopoden liegenden Intercalarsegmenten zu denken; derselbe wird aber sehr erschwert durch die physiologisch und morphologisch gleichermaassen sehr verschiedene Beschaffenheit dieser und jener Abschnitte. Leider wissen wir auch noch nichts Genaueres über die Entwickelung der Längscommissuren des Bauchmarkes, welche voraussichtlich Beziehungen zu den Intercalarsegmenten aufweisen wird (Verhoeff).

Schliesslich kann man auch mit Recht Zweifel erheben, ob es überhaupt möglich sei, für den Vergleich so abweichend gebauter Gruppen, wie Antennaten, Arachnoideen und Crustaceen, eine wissenschaftlich ausreichende Basis zu gewinnen.

Während wir zwischen Insecten und Chilopoden eine grosse Menge naher verwandtschaftlicher Beziehungen kennen, sind solche zwischen Antennaten und z. B. Crustaceen durchaus nicht in dem Maasse vorhanden, auch nicht zwischen Antennaten und Arachnoideen.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen des *Peripatus* zu den Chilopoden sind nach Heymons mehr allgemeiner Natur und derartig, dass

aus ihnen nur auf gemeinsame Stammformen der Gliederthiere überhaupt geschlossen werden darf. Er hält sie daher auch nicht für Uebergangsformen von den Anneliden zu den Antennaten. Hierin werden ihm gewiss zahlreiche Forscher ebenso beistimmen, wie in der Erkenntniss einer mehrfachen, heterophyletischen Entstehung von Tracheen bei den Gliederthieren, und selbst innerhalb der eigentlichen Tracheaten.

1. Die Sehorgane.

Ueber die Entwickelung der bei *Scolopendra**) jederseits in der Vierzahl auftretenden Ocellen hat uns ebenfalls Heymons ausführlich aufgeklärt. Im Anfang der zweiten Entwickelungsperiode schon sind die Anlagen der Ocellen erweisbar. An den betreffenden Stellen sieht das Ektoderm mehrschichtig aus, was aber nur durch die verschieden tiefe Lage der Kerne der undeutlich begrenzten Zellen hervorgerufen wird. Die Kerne ordnen sich in eine einzige Lage und rücken nach dem inneren Zellende zu und zwar geschieht das an vier rundlichen Stellen. Dadurch wird der Eindruck einer in Wirklichkeit zunächst nicht vorhandenen, napfförmigen Einsenkung hervorgerufen. Ein Zusammenhang zwischen den so auftretenden Augenzellen (Taf. XI, Abb. 3, *occ*) und den angrenzenden Ektodermzellen (*ek*) findet sich nur am Rande der Augenanlage, wo beide Zellarten ineinander übergehen. Hier finden auch Zelltheilungen in tangentialer Richtung statt, wodurch die Augenzellen tiefer geschoben werden. Einzelne Ektodermzellen drängen sich an die Aussenfläche der Augenanlage, werden flach und lang (*omc*) und liefern offenbar die äussere Augenmembran.

Der scheinbare Hohlraum der Augen wird ausgefüllt von den langen Plasmaleibern (*rbd*) der inneren Augenzellen. Diese Plasmafortsätze werden allmählich zu den Sehstäbchen, und ihre Zellen zu den Retinazellen. Die äusseren, der Augenmembran benachbarten Augenzellen ziehen sich lang spindelförmig aus und werden meist zu Nervenfasern, womit die Trennung der Augenzellen in stäbchentragende Sinneszellen und Nervenzellen vollzogen ist.

Am inneren Ende der Augenanlage wird ein Zapfen (*optp*) bemerklich, welcher sich über die Basalmembran hinaus erstreckt und mit den Zellen des angrenzenden Ganglion opticum in Berührung kommt (*ggc*). Das Weiterwachsen des Zapfens führt dann zu einer den Anfang des Nervus opticus darstellenden Verwachsung von Augenanlage und Ganglion opticum. Durch weitere Streckung der Verwachsungsstelle entsteht der Nervus opticus. Pigment in den basalen Theilen der Retinazellen tritt erst auf, wenn der Embryo seine Schale schon abgeworfen hat. Die vorübergehend über dem Auge zusammenschliessenden lentigenen Zellen (vergl. Taf. VI,

---

*) Verwiesen sei hier auch auf R. Hesse „Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren“ VII. Von den Arthropoden-Augen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1901, 70. Bd. Taf. XVI. 4—7 *Lithobius*, 8—9 *Scutigera*, 10 *Scolopendra*. „Myriopoda“ vergl. S. 353—361.

Abb. 5, *lt*) haben eine natürlich mit der übrigen Körpercuticula zusammenhängende, zarte Chitinhaut erzeugt, die aber noch nicht linsenartig verdickt ist (Fötusstadium). Diese jungen Thierchen bedürfen auch noch keiner Sehwerkzeuge. Die ausgebildeten Augen, wie sie durch Taf. VI, Abb. 5 erläutert werden, sind bereits in einem früheren Abschnitt besprochen worden. Die vielschichtige Cornealinse zeigt sich in ihren beiden äussersten Schichten glatt und ebenfalls glashell, im Gegensatze zu den Theilen derselben im Nachbargebiet der Augen, wo die Oberfläche der einen kleine Vorsprünge besitzt, während die andere das gewöhnliche Chitinbraun aufweist.

An durch Häutung abgeworfenen Cornealinsen lässt sich an der proximalen Fläche ein durch die lentigenen Zellen verursachtes hexagonales Maschenwerk erkennen. Die Stäbchen der Retinazellen reichen nach innen bis zur Augenmittelaxe. Heymons betont „den unmittelbaren Uebergang des körnigen Protoplasmas der Retinazelle in das Innere der Stäbchenröhre“ (Grenacher gegenüber) und den „directen Uebergang der Stäbchenwand in die Zellmembran der Retinazelle“. Diese Membran cuticularisirt im ganzen inneren Theile der Zelle zu einer sechseckigen bis polygonalen, lichtbrechenden Stäbchenröhre, deren ganzen basalen Abschnitt körniges Protoplasma erfüllt, als directe Fortsetzung des Zellplasmas. In den inneren Theil zieht sich aber gegen die geschlossene Spitze der Stäbchen hin eine dünne, nicht körnige, sondern hell flüssige Masse. In den mit Plasma erfüllten Stäbchen sieht Heymons die eigentlichen lichtempfindenden Theile des Auges und meint daher, dass an der Eintrittsstelle des Nervus opticus, wo jene fehlen, ein „blinder Fleck“ zu Stande komme (Taf. VI, Abb. 5). Der Augapfel wird ausser der Basalmembran (*om*) noch von einer äusseren Pigmentschicht umgeben, die als Fortsetzung der mesodermalen Cutis auch den Sehnerven umhüllt (*cs*). Sehr beachtenswerth ist Heymons' Gedanke, die Augen der Scolopender insofern mit andern Sinnesorganen der Tracheaten in Parallele zu bringen, als er die Sehstäbchen mit den Sinneshaaren der Tast-, Riech- und anderer Sinneswerkzeuge vergleicht und sie als „Sinnesfortsätze“ anspricht, welche „in die Tiefe eingesunken“ sind „um dort eine geschützte Lage und vor allem Unabhängigkeit von den periodischen Häutungsvorgängen zu gewinnen“.

Grenacher und Heymons halten die Leistungsfähigkeit der Scolopenderaugen für gering, da die einzelnen Stäbchen keine vollständigen Pigmenthüllen besitzen und die Sehzellen auch zur Aufnahme von deutlichen Bildern eine zu ungünstige Stellung einnehmen.

m. Dorsalorgan und Keimstreifkrümmung.

Bei *Scolopendra* wird nach Heymons fast das ganze Ektoderm zur Bildung der Haut und des Hautskelettes verwandt, nachdem das Mesoderm und andere Anlagen innerer Organe sich von ihm abgelöst haben.

Die geschilderte Membrana dorsalis des *Embryos* hat das Aussehen

einer dünnen, serosaähnlichen Haut, die aber ganz allmählich in das Keimstreifektoderm übergeht. In ihr entstehen zur Zeit des Auseinanderweichens der Keimstreifhälften und offenbar im Zusammenhange damit faltenartige, halbkreisförmige Verdickungen, unter denen aber besonders eine, welche sich etwas vor dem Kopfe befindet, besonders auffällig ist. Heymons bezeichnet diese halbmondförmige Verdickung als Dorsalorgan, zumal sie im Gegensatz zu den andern bald verschwindenden Falten einige Zeit nach der Keimstreifeinkrümmung verfolgt werden kann. Dieses Dorsalorgan ist, im Gegensatze zur übrigen Dorsalmembran, mehrschichtig und zeigt sehr verschiedenartige Zellen, deren Beschaffenheit eine Auflösung der tieferen Schichten erkennen lässt, an welche sich von innen Entodermzellen anlegen und an diese auch eine Anzahl zur Dotteroberfläche gestiegener Dotterzellen. Die zerfallenden Elemente des Dorsalorganes werden offenbar von diesen letzteren Zellen aufgenommen.

Die Aussenschicht des Dorsalorgans sticht noch einige Zeit von der Nachbarhaut ab, verliert aber bald auch diesen Charakter, womit das Dorsalorgan wieder verschwunden ist.

Das Verhalten dieses Dorsalorgans von *Scolopendra* entspricht dem von *Campodea*, welches Uzel beschrieb. Heymons erinnert auch an Trophoblasten viviparer *Peripatus*-Embryonen, da diese ebenfalls vorzugsweise in der Nackengegend mit dem Embryonalkörper zusammenhängen. Er glaubt ferner, dass das Dorsalorgan der amnionlosen Opisthogoneaten in naher phylogenetischer Beziehung zum Dottersack (Serosa) der Amniota stehe, und fasst „das Dorsalorgan der Pterygota als eine dem Dorsalorgan von *Scolopendra* und amnionlosen Insecten im Princip homologe Bildung auf“, da zwischen beiden nur ein gradueller Unterschied bestehe, indem bei Letzteren nur ein kleiner Theil des Ektoderms, bei Ersteren aber ein sehr grosser desselben das Dorsalorgan liefert.

Die embryonale Einknickung von *Scolopendra* vergleicht Heymons mit den Umrollungsvorgängen bei Insecten. Er stellt für die *Tracheata* vier Hauptgruppen der Keimstreifkrümmung auf:

I. Dorsal gekrümmter Keimstreif, ohne Amnion: der bandförmige, an der Eioberfläche befindliche Keimstreif besitzt keine Caudalkrümmung und behält während seiner Ausbildung die dorsal gekrümmte Lage bei, geht in die der ventralen Krümmung erst beim Beginn der dritten Embryonalperiode über (*Scolopendra*).

II. Keimstreif mit ventraler Krümmung, ohne Amnion: Frühzeitige, also auch schon in der zweiten Embryonalperiode vorhandene Einsenkung des Keimstreifs in den Dotter (*Julus*, *Polydesmus*).

III. Keimstreif mit ventraler Krümmung und unvollständigem Amnion: Frühzeitige Einsenkung in den Dotter und Einknickung des hinteren Körperendes. Offener Amnionporus, daher Zusammenhang von Amnion und Serosa (*Lepisma*).

IV. Keimstreif mit meistens dorsaler Krümmung und geschlossenem Amnion: Caudalkrümmung wie bei III (*Pterygota*).

n. Geschlechtsorgane.

Die Genitalsäcke trifft man nach der Ausbildung des Herzens zwischen diesem und dem Darmcanal als zwei platte, niedergedrückte Schläuche mit engem Lumen, in der Medianlinie bis zur Berührung genähert. Nach Abnahme des Dotters werden sie zu zwei Röhren mit kreisförmigem Querschnitt und stärkerer Absetzung gegen die Nachbarschaft, aber noch stärkerer medianer Aneinanderdrängung. Das Cölom der Genitalanlagen ist durch dicke Septen in hintereinanderliegende Kammern zerlegt.

Bald machen sich grössere Zellen, Genitalepithelzellen, bemerkbar, welche besonders ventral auftreten, sich ausdehnen in den Cölomraum und ihn allmählich ausfüllen. Dabei werden sowohl die Septen und damit die Kammerung aufgelöst, als auch die Trennungswand der beiden Genitalröhren, was das Entstehen eines unpaaren Genitalstranges zur Folge hat. Mit Annäherung an das Fötusstadium ordnen sich in demselben die Zellen in der Weise, dass Muskelzellen eine äussere Schicht bilden, Genitalepithelzellen eine innere, welche wieder ein vorher etwas verwischtes Cölom als deutlichen Hohlraum umschliessen.

Im Adolescensstadium zeigt die Genitaldrüse noch keine sexuellen Unterschiede. Diese treten erst beim freilebenden 3—4 cm langen Scolopender hervor, indem dann bei den männlichen Thieren als Anhänge der Genitalröhre Hodenbläschen auftreten, während bei den weiblichen sich ventral grosse, in das Genitalcölom hineinragende Eizellen entwickeln, die mit plattem Epithel bedeckt sind. Die Genitalanlage reicht hinten bis ins 21. Rumpfsegment, vorn bis ins fünfte, weiter nach vorn in den im Vorderperitoneum verschwindenden Strang auslaufend.

Die Cölomsäckchen der beiden Genitalsegmente zeigen ein eigenartiges, namentlich auch durch den Enddarm beeinflusstes Verhalten. Die primäre Leibeshöhle ist in den Genitalsegmenten reich entfaltet, weil der grosse, dotterhaltige Mitteldarm frühzeitig aus denselben verdrängt wird durch das vordringende, enge Proctodäum, neben welchem sich dann ein weiter Blutraum befindet. Die Cölomsäckchen dehnen sich in dorsoventraler Richtung aus, umwachsen den Enddarm, stossen in der Mediane zusammen und bilden dort ein zweischichtiges Mesenterium. Ventral reichen sie bis zur Ganglienanlage, bleiben aber getrennt, so dass in der Genitalregion kein Bauchgefäss entsteht.

Die somatische Wand der Genitalsäckchen spaltet ebenfalls Muskelanlagen ab. Ventral befinden sich an den Genitalsäckchen kleine äussere Nebentheile, als „Reste des ursprünglich in der Extremitätenhöhle gelegenen Cöloms“, welche Heymons Genitalampullen nennt. Derselben giebt es zwei im Genital-, und zwei im Postgenitalsegment.

In der weiteren Entwickelung dehnen sich die dorsalen Theile der Genitalsäckchen derartig aus, dass alle vier zu einem über dem Darm gelegenen Sack verschmelzen, dem Genitalsinus. Derselbe bleibt unten mit den Genitalampullen durch die den Enddarm umgreifenden Seitentheile in Verbindung. Später wird auch das Dissepiment zwischen dem

Genitalsinus und der Genitalkammer des 21. Rumpfsegmentes aufgelöst, so dass die Genitalröhre gleich in den Genitalsinus einmündet. Hierauf verengert sich der letztere, während die Seitenschenkel desselben zwei Röhren darstellen, die primären Ausführungsgänge. Gegen das Ende der Embryonalzeit beginnt sich die Asymmetrie der Gänge bemerklich zu machen. Das Genitalröhrenende sinkt rechts herab neben den Enddarm, während der rechte Ausführungsgang vergrössert, der linke aber, der den Darm umschlingt, verkleinert wird.

Hinsichtlich der ektodermalen Geschlechtstheile von *Scolopendra* sind die weiblichen Genitalhöcker zu nennen, welche sich am Postgenitalsegment entwickeln und von Heymons als Gliedmassenreste nebst Sternitseitentheilen angesehen werden. Diese Theile bilden also Hautskelettstücke, welche tief in das Körperhinterende eingesenkt werden und durch eine Tasche, das Atrium genitale, von dem mehr äusserlich verbliebenen Sternit des Genitalsegmentes getrennt sind. Beim ♂ sind die Genitalhöcker länger und weniger in den Körper eingezogen; daher ist das Atrium genitale klein. Hinter den Genitalhöckern aber tritt beim Fötus als Einstülpung die Anlage des Ductus ejaculatorius auf.

Bei beiden Geschlechtern entstehen in der Genitalhöckergegend als Einstülpungen zwei Drüsenpaare, deren vorderes beim ♀ die Receptacula seminis liefert, während das hintere, dessen Mündungen in der Mediane dicht zusammenliegen, accessorische Drüsen vorstellt. Ganz ähnlich verhält sich das ♂. Heymons rechnet die vorderen Drüsen zum Genital-, die hinteren zum Postgenitalsegment.

Die Geschlechtswegvereinigung, d. h. Verwachsung von Ektoderm und Mesoderm, erfolgt erst nach dem Adolescensstadium beim freilebenden Scolopender, indem die hinteren Genitalampullen (Cölom) beim ♀ mit dem Atrium genitale, beim ♂ mit dem Ductus ejaculatorius in Folge des Durchbruches vereinigt werden.

Beim ♀ erfolgt vor dieser Vereinigung eine mediane Verschmelzung der hinteren Genitalampullen, nach ihr verlieren sich die Ampullen als abgesetzte Abschnitte bald. Das Atrium genitale erscheint auf Querschnitten als Halbmond mit nach oben gerichteten Hörnern. An den Hörnerspitzen deutet die daselbst sehr zarte Chitinschicht auf grosse Ausdehnungsfähigkeit.

Das Epithel des Arcus genitalis und des wirklichen Geschlechtsausführungsganges sind sehr verschieden geworden, indem unter den kleinen Zellen des Ersteren nur wenige Drüsenzellen angetroffen werden, während das viel höhere Epithel des Letzteren viele einzellige Drüsen enthält. Der Geschlechtsgang ist ausserdem durch Weite und Faltenreichthum vor dem Arcus ausgezeichnet und mit starker Musculatur versehen, was anzeigt, dass er allein für die Leitung der Eier geeignet ist. Das kurze unpaare hintere Verbindungsstück der primären Genitalgänge gelangt in die unmittelbare Fortsetzung des rechten Genitalganges und verbindet diesen mit dem Atrium genitale. Zum Ausführungsgang wird auch

noch ein hinteres Stück der unpaaren Genitalröhre, welches aber ohne scharfe Grenze in den folgenden Abschnitt übergeht. Die Genitalanlage wird also nicht ganz, sondern nur bis zum Hinterende des 19. Rumpfsegmentes zur Genitaldrüse. Die Genitalhöcker enthalten in ihrem Innern Musculatur und an ihrem Grunde zwischen sich 2 + 2 kleine Oeffnungen, von denen die zu den Receptacula seminis führenden etwas vor den Höckern liegen, die zu den Anhangdrüsen führenden etwas dahinter.

Nach Heymons dienen die Genitalhöcker zum Festhalten der Eier, wenn dieselben in das Atrium genitale gelangen, wobei dann Samen ausgepresst, wird und Schleim aus den Anhangdrüsen zur Ueberziehung der Eier. Schleim wird anscheinend wiederholt abgesondert und auch den schon abgelegten Eiern beigebracht.

In den meisten Puncten entwickeln sich die Geschlechtsorgane des ♂ ähnlich. Es findet also auch eine Vereinigung statt zwischen einer unpaaren Ampullenblase (Mesoderm) und dem proximalen Ende des Ductus ejaculatorius.

Der linke Genitalgang verliert ebenfalls seine eigentliche Bedeutung und kann auch, trotzdem er eine gewundene und sackartig erweiterte Schlinge darstellt, nicht als „Vesicula seminalis“ aufgefasst werden. Die männliche Genitalröhre entwickelt nur vorn Hodenbläschen, über ihre hintere ausgestaltete Abtheilung war schon früher die Rede.

Die beim ♂ länglichen Genitalhöcker schliessen sich eng und fest aneinander und bilden einen kegelförmigen Zapfen, dessen unteres Ende von stärker chitinisirten Klappen bedeckt wird, wodurch ein „Verschluss für den rinnenförmigen Canalis ejaculatorius“ hergestellt wird, welcher in der Basalgegend der Genitalhöcker in den mesodermalen Ausführweg übergeht. Der kegelförmige Zapfen ist eine Art Penis, der durch Blutdruck aus dem Atrium hervorgepresst werden kann.

Ein Raum zur Aufnahme des Schwellblutes befindet sich „zwischen dem 22. Sternit und der Intersegmentalhaut, die von diesem Sternit bis zum Grunde des Copulationsanhanges reicht“. Heymons beschreibt ferner eine „Lamina accessoria des 22. Sternites“, welche nach ihm die Intersegmentalhaut verstärkt, damit sie vom Blutdruck nicht gesprengt wird. Der zweitheilige Copulationsanhang ist „ein sehr geeignetes Werkzeug, um die ventralwärts an seiner Spitze aus dem Canalis ejaculatorius hervortretenden Spermatophoren in das weibliche Atrium genitale zu übertragen“ (vergl. Taf. XI, Abb. 2, *hk* und *sternac*).

o. Entwickelung des Darmcanals.

In Uebereinstimmung mit zahlreichen andern Gliederthieren entsteht nach Heymons auch der *Scolopendra*-Darm aus drei verschiedenen Abschnitten, einem ektodermalen, vom Munde aus sich bildenden Stomatodäum, einem ebenfalls ektodermalen, vom After aus sich einstülpenden Proctodäum und einem den Mitteldarm liefernden Entoderm.

Die Entodermzellen sind anfänglich einzeln zerstreut, sie rücken aber

bald aneinander und bilden dann eine dünne, die Dotteroberfläche überziehende Haut, welche, noch ehe die Cölomsäckchen in Abschnitte gegliedert sind, den ganzen Dotter sackartig einschliesst. Die Dotterzellen, welche ihrer Entstehung nach den Entodermzellen gleichwerthig sind, können als Trophocyten bezeichnet werden, indem sie die Dotterballen auflösen und dem sich entwickelnden Körper als Nahrung zuführen.

Die Dotterzellen sind in der Umgebung des Embryonalkörpers am zahlreichsten, ohne aber in der übrigen Dottermasse zu fehlen. Sie gehen keine oder höchstens noch directe Kerntheilungen ein und verlieren sich mit den Fortsätzen des nicht scharf begrenzten Plasmas im Dotter. Die centralen Furchungszellen sind erst dann aufgelöst, wenn die Embryonalsegmentirung beendet ist. Mit ihnen zerfallen auch die Dotterpyramiden. Wenn der Keimstreif sich einkrümmt, stellt der zu einem Brei gewordene Dotter diesem Vorgang kein Hinderniss mehr entgegen. Später wird die Rolle der Dotteraufnahme von den Entodermzellen übernommen, die ihren Verband geschlossen haben.

Stomatodäum und Proctodäum bilden sich als Einstülpungen, und zwar das Erstere etwas früher als das Letztere. Die dorsale Stomatodäumwand ist anfangs viel dicker als die ventrale, weil sich aus ihr das Schlundnervensystem ablöst. Proctodäum und Stomatodäum sind dicht umhüllt von Mesodermzellen, welche die Darmmuskelschichten liefern. Am Stomatodäum stammen diese Mesodermzellen aus der medianen Umgebung der Mundgrube, am Proctodäum aus dem Telson. Die Cölomsäckchen sind also an der Bildung der Vorder- und Hinterdarmmuskeln nicht betheiligt.

Sehr bald wird an beiden Darmtheilen die dem Mitteldarm (Dotter) zugewandte Strecke zu einer dünnen Lamelle. Am Proctodäum ist das innere Ende trichterartig erweitert und dehnt sich ausserdem seitwärts aus zu den Anlagen der Malpighischen Gefässe, deren Zellen anfangs ganz mit denen des Enddarmes übereinstimmen. Auch ihre mesodermale Bekleidung ist eine Fortsetzung derjenigen des Enddarms. Das Entoderm ist an seinem Hinterende, d. h. in der Nachbarschaft des Proctodäums, sehr ausgezeichnet, indem es hier seinen embryonalen Charakter bewahrt hat und als breite, dicke Scheibe das geschlossene vordere Ende des Enddarms umgiebt. Diese Entodermscheibe wird später von dem weiter eindringenden Proctodäumende in der Mitte nach vorn eingestülpt. Vorn, in der Umgebung des Stomatodäums, giebt es keine Entodermscheibe. Vom ersten Embryonalstadium bis zur ersten Häutung wachsen Malpighische Gefässe, Vorder- und Enddarm beträchtlich in die Länge. Die Entodermzellen verwandeln sich bei der Dotteraufnahme von Plattenepithel in hohe Cylinderzellen mit vacuolenreichem Plasma. Die Entodermscheibe aber bleibt von diesen Veränderungen unberührt.

Inzwischen sind die Dotterzellen allmählich alle der Auflösung anheimgefallen. Am Vorderdarm verengert sich das Vorderende, während das Hinterende sich sackartig erweitert und zu einem Kaumagen um-

gestaltet, dessen chitinige Ausrüstung gleichzeitig mit der der andern Theile erscheint. Noch zur Fötalzeit ist der Vorderdarm vom Mitteldarm getrennt durch eine feine Haut, welche erst beim Beginn des Adolescensstadiums durchbrochen wird. Der gleichförmige Enddarm ist nur durch Längsfalten ausgezeichnet; seine Verbindung mit dem Mitteldarm wird schon etwas früher hergestellt als jene des Vorderdarms.

Die Entodermscheibe ist der Ausgangsheerd zur Bildung des Mitteldarmepithels. Sie wird zur Zeit der zweiten Häutung in einen kurzen Cylinder umgewandelt, so dass dann der Mitteldarm aus zwei verschiedenen Abschnitten besteht, einem grossen, sackartigen vorderen und einem kleinen, trichtercylindrischen hinteren. Namentlich gegen Ende der Fötalzeit werden einzelne Entodermzellen ausgestossen, zunächst im hinteren Mitteldarmabschnitt. Die betreffenden Kerne rücken herauf, werden zackig und lösen sich allmählich auf.

Einzelne Zellen treten auch ganz aus dem Verbande und zerfallen im Darmlumen. Dieser Zerfallprocess schreitet von hinten nach vorn fort und betrifft wahrscheinlich die durch die Thätigkeit der Dotteraufnahme erschöpften Zellen. Der Ersatz wird namentlich durch Nachschub vom hinteren Darmabschnitte geliefert. In demselben Maasse, wie der Dotter aufgezehrt wird, werden die beiden Mitteldarmabschnitte einander immer ähnlicher, der vordere namentlich enger. Nach Aufbrauch der Dottermasse ist eine Neubildung des ganzen Mitteldarmepithels erfolgt, und der Mitteldarm bildet dann ein gleichenges Rohr, umgeben von hohen Cylinderzellen.

Die Aufnahme des Dotters in den Mitteldarm, d. h. seine Umspannung durch das Entoderm, ist ein Punct, in welchem die Chilopoden auffallend von den Diplopoden abweichen, bei denen der Dotter nicht in den Darm, sondern in die Leibeshöhle gelangt, weil das Mitteldarmepithel im Innern des Dotters entsteht.

Die gewaltige Dottermenge von *Scolopendra* wird durch die Thätigkeit von dreierlei Zellen verarbeitet:

1) Die centralen Furchungszellen, welche die Dotterpyramiden beeinflussen,

2) die trophocytischen Dotterzellen, welche dem Keimstreif Nährsubstanz zuführen,

3) die Entodermzellen.

Die Thätigkeit der Letzteren hat zur Folge, dass man auch an erwachsenen Scolopendern noch degenerirende Mitteldarmepithelzellen beobachten kann (Heymons). Uebrigens findet bei Häutungen eine Erneuerung des ganzen Mitteldarmepithels statt (Balbiani). „Wenn eine Ersetzung der abgenützten Darmzellen durch lebenskräftige Elemente stattfinden soll, so geht dieselbe stets von bestimmten Zellen aus, die ihren embryonalen Habitus noch beibehalten haben, sich mitotisch zu theilen vermögen und meist in grösserer Anzahl beieinander liegend, sogenannte Regenerationsheerde bilden“ (Heymons). Demgemäss fasst er

auch die Dotterzellen als frühzeitig in Thätigkeit getretene Entodermzellen auf.

Heymons betont auch mit Recht die übereinstimmende Darmentwickelung von *Lepisma* und *Scolopendra.* Es ist einer der zahlreichen Puncte, welche die nahe Verwandtschaft von Chilopoden und Thysanuren bezeugen. Andererseits ist diese Uebereinstimmung wichtig gegenüber dem Verhalten der Holometabola, deren Mitteldarmepithel bipolaren, und zwar ektodermalen Ursprunges ist. Heymons giebt daher folgende Vergleichsübersicht:

1) Anneliden: Das primäre, ursprünglich angelegte Entoderm (Makromeren und entodermale Mikromeren) bleibt erhalten und wird zum definitiven Entoderm oder Mitteldarmepithel.

2) *Scolopendra* und manche Apterygota: Das primäre Entoderm wird theilweise (Makromeren und eine Anzahl von Mikromeren) zu embryonalen Dotterzellen, die zu Grunde gehen, theilweise (Mikromeren) entwickelt es sich zum definitiven Entodermepithel des Mitteldarms.

3) Mehrzahl der Pterygota: Das primäre Entoderm gestaltet sich vollkommen zu den embryonalen Dotterzellen um. Als Ersatz für das Entoderm treten Ektodermzellen ein, welche das endgültige Darmepithel bilden.“

Trotzdem kann der Mitteldarm der unter 2) und 3) zu stellenden Formen als gleichwerthig gelten, indem es sich bei den höheren Insecten „nicht etwa um das Auftreten eines neuen Organs, sondern nur um die ontogenetisch etwas abweichende Entstehungsweise eines und desselben; in der Stammesgeschichte jedenfalls continuirlichen Körpertheils handelt.“

Verhoeff kann Heymons vollkommen darinbeistimmen, dass er betont: „Ich halte es nicht für richtig, wenn die Herkunft von bestimmten Keimblättern als wichtigstes Kriterium für die Homologie von Organen in Anspruch genommen wird. Meines Erachtens ist es vielmehr sehr wohl möglich, dass bei der Embryonalentwickelung gerade wie bei der Knospung vollkommen homologe Organe aus verschiedenen Keimblättern hervorgehen können.“ Heymons hat zweifellos Recht, wenn er die bipolare Mitteldarmbildung bei Pterygoten für „neu erworbene Vorgänge“ ansieht, für welche es keine „phylogenetisch ursprüngliche Einrichtung“ giebt, insbesondere nicht bei niederen Insecten und Chilopoden.

* * *

Verfasser dieser Zeilen glaubt im Vorigen R. Heymons als den bedeutendsten Vertreter der Tracheatenembryologie ausreichend haben zu Worte kommen lassen. Da er viele Fragen eingehender behandelt hat als E. Metschnikoff und Sograff, welche beide Geophiliden untersuchten, so genügt es, mit wenigen Worten noch auf die Ergebnisse dieser Forscher einzugehen.

Bei *Pachymerium ferrugineum* ist nach Sograff eine embryonale allmähliche Zunahme der Beinpaaranlagen von vorn nach hinten zu verzeichnen, wobei ein unsegmentirter, anfänglich sehr grosser Endlappen in demselben Masse kleiner wird, wie die Zahl der Beinpaaranlagen zunimmt. Es treten anfangs zwölf derartige Anlagen hinter den Höckern des Kieferfusssegmentes auf, während später bis 49 zu verfolgen sind, wobei man aber bemerkt, dass anfänglich die Beinanlagen im vorderen Rumpfgebiete stärker sind als im hinteren. Der After dagegen wird früher gebildet als der Mund. Bemerkenswerth ist das Auftreten eines deutlichen, offenbar dem Prämandibularsegment angehörigen Höckerpaares zwischen den Antennenlappen und den Mandibularzapfen („Unterlippe").

Nach Metschnikoff findet die Keimstreifknickung in der Gegend des 17. bis 18. Laufbeinsegmentes statt, nachdem vorher bereits die Anlagen der meisten Beine deutlich ausgeprägt worden sind. Auch er hat für die hinteren Mundfüsse einen Eizahn angegeben. Uebrigens findet noch eine Vermehrung der beintragenden Segmente durch Abspaltung und Sprossung am Endlappen statt, wenn der Embryo bereits die Eihülle gesprengt hat. Metschnikoff sagt, es „erscheint der Kieferfuss als die grösste von allen vier Extremitäten (des Kopfes), obwohl er für den Entwickelungsgang des Embryos bei weitem nicht von der Bedeutung des zweiten Kieferpaares ist". Auch er lässt die Malpighischen Gefässe „aus dem Enddarme sprossen". Nach Platzen der Eihaut zeigen die Antennen der „*Geophilus*" schon eine Gliederung, „während die übrigen Extremitäten noch immer ihr stummelartiges Aussehen behalten". „Die noch nicht auf allen Segmenten vorhandenen und noch ungleichmässig entwickelten Füsse gleichen eher den Bauchcirren vieler Anneliden, als den schnellbeweglichen Füssen eines erwachsenen Chilopoden."

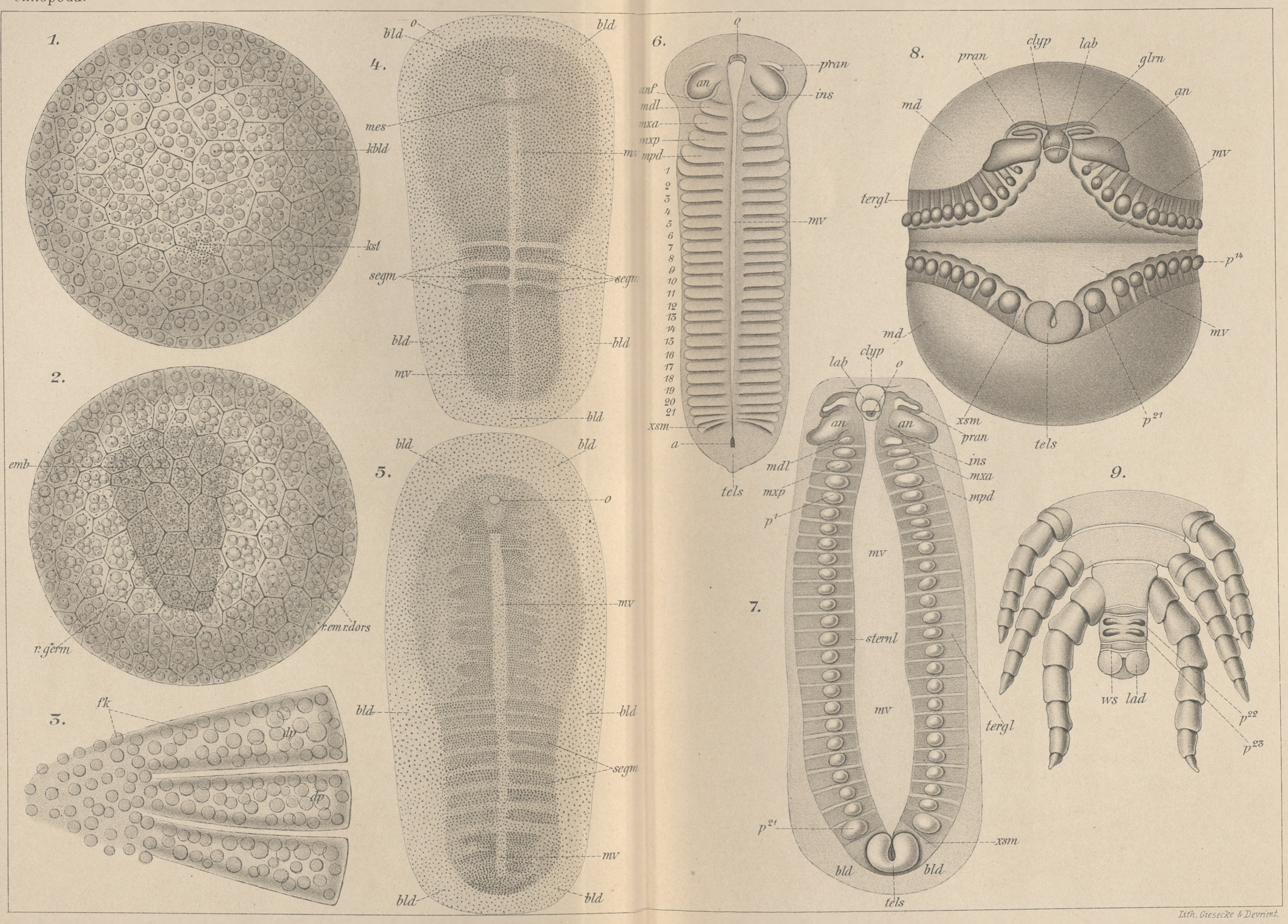


Erklärung der Tafel X.

Abb. 1—9 *Scolopendra cingulata* Latr.

1. Ei mit hervortretender Keimstelle *kst*.
2. Ei mit der nach vorn wachsenden Embryonalanlage *emb*.
3. Eistück mit drei Dotterpyramiden *dp*.
4. Embryonalanlage, welche die drei ersten Rumpfsegmente erkennen lässt, *segm*.
5. Junger Keimstreifen, im Beginn der noch verschwommenen Segmentirung begriffen.
6. Keimstreifen nach dem Deutlichwerden der Rumpfsegmente. *pran* = präantennale Verdickungen.
7. Ausgewachsener Keimstreifen während des Auseinanderweichens der seitlichen Körperhälften.
8. Ei, welches die bauchwärtige Einkrümmung des Keimstreifens erkennen lässt. Aequatorialebene mit tiefer Furche, entstanden durch die in den Dotter einschneidende Membrana ventralis.
9. Hinterende gegen Schluss des zweiten Embryonalstadiums, bauchwärts gesehen. Genital- und Postgenitalsegment mit Gliedmassenhöckern (p. 22 und p. 23).

Abb. 1—9 nach R. Heymons' Entwickelungsgeschichte der Scolopender.


1.
kbld
kst
2.
emb
r.germ
r.emr.dors
3.
fk
4.
bld
o
mes
mv
segm
5.
6.
pran
ins
an
mdl
mxa
mxp
mpd
xsm
a
tels
7.
lab
clyp
mxa
mpd
sternl
tergl
8.
glrn
md
p14
p21
9.
ws
lad
p22
p23

Erklärung der Tafel XI.

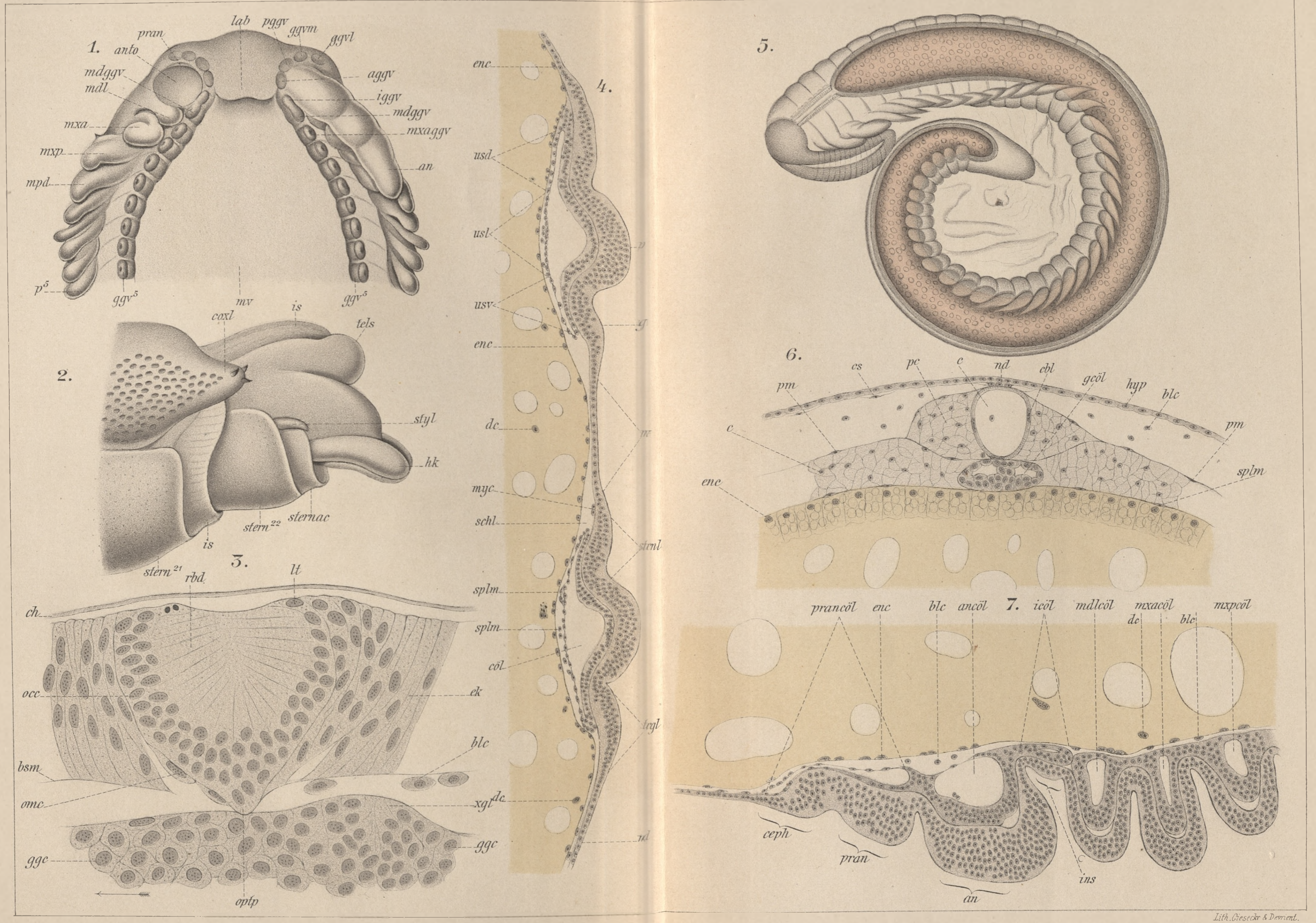
Abb. 1—4 und 6, 7 *Scolopendra cingulata* Latr.

Abb. 5 *Geophilus sp.*, ein Embryo, welcher erst kurze Zeit aus der Eihaut geschlüpft ist.

1. Vorderende eines Embryos bei Beginn der zweiten Entwickelungsperiode, von der Bauchseite. Die rechte Antenne ist entfernt, um das Rudiment *pran* eines davor befindlichen Höckers zu zeigen. *ggv* = Gangliengruben.
2. Seitenansicht des Hinterendes eines erwachsenen Männchens. Copulationsorgan *hk* und Telson sind weit vorgestülpt.
3. Schnitt durch eine Augenanlage am Ende des ersten Embryonalstadiums. *xgl* Zellen für das Ganglion opticum.
4. Querschnitt durch ein mittleres Rumpfsegment mit beginnender Extremitätenentwickelung. Das erweiterte Cölom lässt die drei Abschnitte *uso*, *usl* und *usd* erkennen, ebenso die seitlichen Blutsinus *schl* (mittleres Stadium).
6. Querschnitt durch Herz, Genitalanlagen und anstossende Darmwandpartie beim Uebergang des 1. zum 2. Embryonalstadium. Die Genitalanlagen mit sehr engem Lumen (*gcöl*) befinden sich kurz vor ihrer medianen Verschmelzung.
7. Paramedianer Sagittalschnitt durch den präoralen Kopftheil *ceph* und die vordersten sechs Metameren eines ausgewachsenen Keimstreifens. Präantennale Cölomsäckchen (*prancöl*) sehr ausgedehnt. Intercalarsegment mit kleinem Mesodermsäckchen *icöl* und winzigem Cölom.

   mdlcöl = Cölom des Mandibularsegmentes,
   mxacöl = Cölom des vorderen Maxillensegmentes,
   mxpcöl = Cölom des hinteren Maxillensegmentes.

Abb. 1—4, 6 und 7 nach R. Heymons' Entwickelungsgeschichte der Scolopender.
Abb. 5 nach E. Metschikoff, Embryologisches über *Geophilus*.



Lith. Giesecke & Devrient.

Inhalt.

[1]) Enthält auch Nachträgliches zur vergleichenden Morphologie.

Buchdruckerei d. Leipz. Tagebl. (E. Polz), Leipzig.